

SEP 7 1923

ARCHIV
FÜR
MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
UND
ENTWICKLUNGSMECHANIK

FORTSETZUNG VON
ROUX^s ARCHIV FÜR ENTWICKLUNGSMECHANIK
UND
SCHULTZE-WALDEYER-HERTWIG^s
ARCHIV FÜR MIKROSKOPISCHE ANATOMIE

HERAUSGEGEBEN VON
WILHELM ROUX
UNTER MITWIRKUNG VON
H. BRAUS UND H. SPEMANN

98. BAND 3./4. Heft
MIT 2 TAFELN, 95 TEXTABBILDUNGEN UND 17 KURVEN
AUSGEGEBEN AM 12. JULI 1923



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1923

Das Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik der Organismen

steht offen noch nicht publizierten exakten Forschungen über die mikroskopische Anatomie der Lebewesen und besonders über die Ursachen aller Lebensgestaltungen einschließlich der Vererbungs- und Variationsforschung.

Das Archiv erscheint zur Ermöglichung raschster Veröffentlichung in zwanglosen einzeln berechneten Heften; mit etwa 40 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der für diese Zeitschrift berechnete Heftpreis hat seine Gültigkeit nur zur Zeit des Erscheinens. Später tritt eine wesentliche Erhöhung ein.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Herren Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse dringend ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen, um spätere unliebsame Überraschungen zu vermeiden.

Den Herren Verfassern wird eine Unkostenentschädigung von M. 53400.— pro Druckbogen bis zu einem Gesamtbetrage von M. 106800.— gewährt.

Mit Rücksicht auf die derzeitigen sehr schwierigen Verhältnisse werden die Mitarbeiter gebeten, auf möglichst knappe Fassung und auf Beschränkung der Abbildungen Bedacht zu nehmen. Bloß das Wichtigste und schwer Beschreibbare bedarf der bildlichen Darstellung. Zugleich werden sie ersucht, auf bereits in einem der beiden Archive oder in den verbreiteten »Ergebnissen« und Monographien befindliche Literaturverzeichnisse zu verweisen und nur die neuere Literatur genau anzugeben.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an
Geheimrat Professor Dr. Dr. W. Roux, Halle a. S., Reichardtstraße 20.

Der Herausgeber.

**Verlagsbuchhandlung Julius Springer
in Berlin W 9, Linkstraße 23/24.**

98. Band

Inhaltsverzeichnis

3./4. Heft
Seite

Scheminzy, Ferd., Über den Einfluß dauernder elektrischer Durchströmung auf Lebewesen. (Elektrokultur.) I. Mitteilung. Versuche an Fischen. Mit 7 Textabbildungen	315
Hempelmann, F., Kausal-analytische Untersuchungen über das Auftreten vergrößerter Borsten und die Lage der Teilungszone bei <i>Pristina</i> . Mit 9 Textabbildungen und 1 Kurve	379

Fortsetzung auf der 3. Umschlagseite

(Aus dem physiologischen Institut zu Wien und der biologischen Station
am Lunzersee in Niederösterreich.)

Über den Einfluß dauernder elektrischer Durchströmung auf Lebewesen. (Elektrokultur.)

I. Mitteilung. Versuche an Fischen.

Von

Ferd. Scheminzy,

Assistent am physiologischen Institut.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 5. Dezember 1922.)

I. Literaturübersicht.¹⁾

Die Frage, wie sich Lebewesen bei dauernder elektrischer Beeinflussung verhalten, wird seit langem in der Literatur diskutiert. In erster Linie waren es pflanzliche Organismen, welche als Versuchsobjekte dienten. Leider sind nur in sehr wenigen Fällen Strommessungen durchgeführt oder Berechnungen über die absolute Stromdichte gegeben worden, so daß die große Literatur zahlenmäßig nicht recht verwertet werden kann.

Die bisherigen Experimente lassen sich in drei Gruppen einteilen. Elektrokulturen der ersten Gruppe sind dadurch charakterisiert, daß die Elektrizität den Versuchsobjekten direkt oder dem Medium, in welchem sie leben, zugeführt wird. Andere Autoren untersuchten den Einfluß der atmosphärischen Elektrizität oder ahmten die natürlichen Verhältnisse durch künstliche »Bestrahlung« nach. Eine geringe Anzahl von Arbeiten befaßt sich endlich mit der Wirkung von Strömen, welche durch Solenoide, d. s. von Strom durchflossene Spulen, in den Lebewesen oder in dem sie umgebenden Medium induziert werden.

Zunächst seien jene Versuche besprochen, bei denen die direkte Wirkung des Stromes unter dem Mikroskope kontrolliert werden konnte. Dazu eignen sich in erster Linie jene pflanzlichen Objekte, welche Plasmarotation oder Zirkulation zeigen. *Becquerel* (1) hat bereits im Jahre 1837 Charafäden studiert. Es zeigte sich da, daß eine Hemmung der Zirkulation auftrat, wenn durch Platindrähte ein Batteriestrom dem Faden zugeführt wurde. Nach einer gewissen Stromflußzeit erschien die Bewegung wieder, wenn auch langsam, sofern die ursprüngliche

¹⁾ Da ich beabsichtige, eine größere Reihe von Untersuchungen über dieses Thema in diesem Archiv zu publizieren, so sende ich ihnen eine ausführliche Literaturübersicht voraus.

Stromstärke nicht zu groß war. Wurde jetzt die Stromstärke gesteigert, so konnte neuerlich Hemmung und nach einiger Zeit Wiederkehr beobachtet werden. In gleichem Sinne wirkte aber auch eine Verminderung der Elementzahl, also eine Verminderung der Spannung, und damit natürlich auch eine der Stromintensität. Die Richtung des Stromes erwies sich als gleichgültig. In ähnlicher Weise wurde 1861 von *Jürgensen* (2) *Valisneria spiralis* untersucht. Auch er fand, daß schwache Ströme die Plasmabewegung hemmen, bei stärkeren ist dies ohne letale Wirkung nur dann der Fall, wenn sie nur kurze Zeit eingewirkt haben. Richtung der Zirkulation und Richtung des elektrischen Stromes haben zueinander keine Beziehungen in bezug auf den beschriebenen Effekt. Weitere Untersuchungen liegen von *Brücke* (3) und von *Kühne* (4) vor. Beide fanden, daß eine Hemmung der Bewegungen eintritt, wenn die Objekte von schwachen Strömen durchflossen werden, daß aber nach Ausschaltung und nach einer kleinen Ruhepause völlige Regeneration eintreten kann. *Kühne* stellte weiter fest, daß der Induktionsstrom so wie der konstante Strom einer Batterie wirkt, nur mußte der letztere mehrmals hintereinander unterbrochen werden. *Velten* (5) hat nun im Jahre 1876 in einer umfangreichen Arbeit mitgeteilt, daß an einer großen Reihe von Pflanzen mit Plasmabewegung ein Unterschied in der Wirkung des Batteriestromes, des Induktionsstromes und desjenigen, welchen die *Holz*sche Elektrisiermaschine liefert, nicht festzustellen war. Auch er fand, daß schwache Ströme für die Dauer der Durchströmung Hemmung der Bewegung erzeugen, daß starke ohne dauernde Schädigung bei kürzerer Stromflußzeit ebenso wirken können. Bei Induktionsströmen sei der Schließungsschlag oft weniger wirksam als der Öffnungsschlag. Die Zellbestandteile werden ungleich affiziert. Maßgebend für die Wirkung sei die Stromdichte. Sehr starke Ströme bedingen Quellung und Koagulation. Sie können auch das Plasma an den den Polen zugekehrten Enden der Zelle ansammeln.

Sehr interessante Versuche verdanken wir *Thouvenin* (159). Wasserpflanzen wurden in Wasser elektrisch durchströmt (Gleichstrom), wobei die Drähte direkt an die Pflanzen angelegt wurden. Dem Wasser war etwas Selterswasser beigemengt, so daß den Pflanzen Kohlensäure zur Verfügung stand. Es zeigte sich, daß unter dem Einfluß des elektrischen Stromes eine Steigerung der Assimilation auftritt, was an der Zunahme der aufsteigenden Sauerstoffblasen zu erkennen war. Die Erscheinung trat gleich nach dem Einschalten auf und erreichte bald ein Maximum, das beibehalten wurde. Die Pflanzen wurden aber durch den Strom so geschädigt, daß sie zu einem zweiten Versuch nicht mehr zu verwenden waren. Mit Chloroform narkotisierte Pflanzen zeigten dem Strom gegenüber keine Reaktion. Wurde der Strom den

Pflanzen nicht direkt, sondern durch das umgebende Wasser zugeleitet, so zeigte sich ebenfalls kein Effekt.

Zu ähnlichen Resultaten kam auch *Polacci* bei seinen Untersuchungen (160, 161, 162, 163). Er verwendete Land- und Wasserpflanzen und konnte bei Anwendung von Gleich- und Wechselströmen sowie von dunklen Entladungen zeigen, daß die Photosynthese durch den Strom gefördert wird. Dies ließ sich durch Zählung der mit Jod gefärbten Stärkekörner und durch andere fünf Untersuchungsmethoden erweisen. Von besonderem Interesse ist die Beobachtung, daß selbst im Dunkeln befindliche Pflanzen bei Durchströmung assimilieren können.

Weitere Bestätigungen lieferte in einer sehr schönen Arbeit *Koltowski* (164). Auch er zählte die aufsteigenden Sauerstoffblasen bei verschiedenen Wasserpflanzen und konnte wie sein Vorgänger eine Zunahme derselben am Beginn der Durchströmung feststellen; allerdings trat bei stärkeren Strömen bald wieder ein Abklingen ein. Langdauernde Stromwirkung tötet. Die Ströme, welche die Pflanze in der Richtung von der Spitze zur Basis durchziehen, also absteigende, schädigen die Pflanze mehr als solche, welche in umgekehrter Richtung fließen. Diese Beobachtungen würden sich durch die Feststellungen von *Kunkel* (12), die noch später besprochen werden, nicht erklären lassen, der gezeigt hat, daß Pflanzen einem aufsteigenden Strom einen kleineren Widerstand entgegensetzen, so daß also dieser bei gleicher Elektrodenspannung stärker ist als ein absteigender, so daß die schädigende Wirkung eines aufsteigenden Stromes keine qualitative, sondern nur eine quantitative Erscheinung wäre.

Lessage (6) hat Sporen von *Penicillium* auf Gelatine zwischen zwei Metallplatten keimen lassen, welche mit einem Rumkorff verbunden waren. Gegenüber den Kontrollen zeigte sich eine geringere Keimfähigkeit, welche jedoch der Autor auf die Erzeugung von Ozon und Stickdioxid durch die hohe elektrische Spannung zurückführt. Die Anwesenheit dieser Gase zwischen den Platten wurde durch Reagentien nachgewiesen. *D'Arsonval* und *Charrin* (7) haben ebenfalls die Einwirkung der elektrischen Ströme auf Mikrobenzellen untersucht und festgestellt, daß Bakterien wohl erregt, nicht aber getötet werden können.

Spilker und *Gottstein* (8) haben dann den Einfluß induzierter Elektrizität auf Bakterien untersucht und ihre Resultate haben *Krüger* (9) zu einer ausgezeichneten Untersuchung über den Einfluß strömender Elektrizität auf Bakterien veranlaßt. *Micrococcus prodigiosus* 54^h mit 0,24 M. A. abs. Stromst.¹⁾ behandelt, dann weiter mit 0,08 M. A. (die Spannung der Batterie war gesunken) zeigte nach 48^h eine deutliche

¹⁾ Das ist pro qmm.

Wachstumshemmung. Schwächere Ströme wirkten nicht mehr so deutlich. Bei einer Stromdichte von 0,01 M. A. abs. konnte bei *B. pyocyaneus* wahrgenommen werden, daß nach ca. 48^h ein farbloser Bakterienrasen längs des Impfstriches sich zu entwickeln begann, während bei den Kontrollen die ganze Oberfläche schon mit grünem Farbstoff überzogen war. Nach 72^h begann endlich am — Pol eine grünliche Färbung erkennbar zu werden, während am + Pol noch alles farblos war. Ströme von der Intensität 0,0014 schienen keine hemmenden Wirkungen mehr zu entfalten, ja mitunter glaubte der Autor sogar eine leichte Förderung des Wachstums erkennen zu können. Die Versuche wurden in U-Röhren, deren untere Enden mit Membranen verschlossen waren, gemacht. Die Röhren wurden dann in eine Zinksulfatlösung getaucht, die Stromzuführung erfolgte durch Zinkplatten. Wurden die Elektroden hingegen direkt in die bakterienhaltige Flüssigkeit getaucht, so erfolgte unter dem Einflusse der Elektrolyse eine rasche Tötung. Es gelangten Ströme von 12,5 Amp. bis 5 Amp. zur Anwendung. Halb so starke Ströme brauchten ungefähr die doppelte Zeit. Kurze Zeit elektrisierte Bakterien zeigten eine beträchtliche Abschwächung ihrer Virulenz. Krüger glaubt für diese Wirkungen die Elektrolysenprodukte verantwortlich machen zu können. (Sauerstoffentstehung an der Anode, bei Bouillonkulturen Chlor.)

Möller (10) hat dann gezeigt, daß Hefe, die bei höherer Temperatur gezogen worden war, den Schädigungen durch den Strom besser gewachsen war als solche, die sich bei gewöhnlicher Temperatur entwickelt hatte. Werden Hefekulturen wiederholt dem Strom ausgesetzt, so kann eine Akklimatisierung bis zu einer Stromstärke von 0,24 Amp./dm² erfolgen. Vergleich zwischen Hefe und Milchsäurebakterien zeigt, daß die Hefe wesentlich widerstandsfähiger ist. Während Hefekulturen in gleicher Art gezogen stets den gleichen N-Gehalt aufwiesen, zeigten die elektrisierten stets um 1% mehr.

Wachstumshemmung durch den elektrischen Strom wurde auch an Wurzeln beobachtet. Elving (11) hat gezeigt, daß Pflanzenwurzeln, welche in eine Nährlösung hineinhängen, die vom Strom durchflossen ist, eine Krümmung zum + Pol hin zeigen, bald darauf aber durch die Wirkung der Elektrolysenprodukte absterben. Der Strom greift am wachsenden Teil selbst an und die Krümmung muß so erklärt werden, daß das Maximum der Hemmung an jener Seite der Wurzel liegt, die dem + Pol zugekehrt ist. Wird der Strom nicht transversal durch die Wurzel geleitet, sondern in der Längsrichtung, so zeigten sich keine Krümmungen, sondern die Wurzeln starben einfach ab, wenn der Strom stark genug war. Ein schwacher, absteigender Strom wirkt weniger ungünstig. Dies ist verständlich, da Kunkel (12) gezeigt hat, daß die Pflanzenstengel einem aufsteigenden Strom einen

kleineren Widerstand entgegensetzen als einem absteigenden. Weitere Versuche stammen von *Brunchorst* (13).

Eine Beeinflussung des Zellteilungsrythmus durch Ströme hat *Stalfelt* (14) beobachtet. *Pisum sativum*-Wurzeln wurden von ihrer Spitze mit einer feinen Spirale aus Silberdraht umgeben und ein Strom von etwa 3 M. A. hindurch geleitet. Die Stromflußzeit schwankte zwischen einer und zehn Stunden. In solchen Wurzeln stieg nun die Zahl der Teilungen an. Der Autor hatte vorher festgestellt, daß die Teilungsfrequenz einer Rhythmik unterworfen sei, welche — wie er glaubt — zur Außenwelt in *keiner* Korrelation steht. Die Zahlen der elektrisierten Wurzeln waren nun von der gleichen Größenordnung wie die maximalen Teilungszahlen der Kontrollen; er schließt daraus, daß der Rhythmus von einem autonomen Faktor reguliert wird, welcher durch den elektrischen Strom außer Funktion gesetzt wird.

Lesage (15) hat weitere Versuche an Keimlingen gemacht. Er ließ sie in feuchtem Moos wachsen, derart, dass die Wurzeln unten heraus-sahen. Das Moos befand sich in einem kleinen Drahtkorb und dieser war mit einem Pol einer 220-Voltleitung verbunden. Die Wurzelspitze tangierte in einigen Fällen die Nährlösung, in anderen Versuchsreihen wurde sie 1 cm weit in diese eingetaucht. Die Schale mit der Nährlösung stand auf einem Blech, das mit dem anderen Pol der Starkstromleitung verbunden war. So wurden die Keimlinge bloß aufgeladen. Bei anderen Versuchsreihen wurde das Blech hingegen mehrmals im Tage auf einige Sekunden mit der Nährlösung verbunden, so daß ein Strom durch diese und durch den Keimling ging. *Lesage* studierte die Wurzellänge und kam zu folgenden Resultaten: die tangierende Wurzel wächst bei den Kontrollen wie bei den elektrisierten Keimlingen rascher als die eingetauchte. Tangierten die Wurzeln, so zeigte sich bei alleiniger Aufladung kein sehr wesentlicher Unterschied gegen die Kontrollen. Ging hingegen noch einige Male im Tage Strom durch, so wuchs die Wurzel weniger rasch, sie wurde gehemmt. Die Hemmung war größer, wenn der + Pol mittels des Drahtkorbes mit den Keimlingen in Verbindung stand. War die Wurzel eingetaucht, so zeigte sich bei Aufladung eine leichte Beschleunigung des Wachstums, wenn die Keimlinge — geladen waren, eine leichte Hemmung, wenn der + Pol mit ihnen in direkter Verbindung stand. Ging bei dieser Serie auch noch Strom durch, so trat allemal eine Hemmung auf, diese war aber wesentlich größer, wenn wieder der + Pol direkt mit den Keimlingen verbunden war. Versuche mit einer Spannung von 880 Volt ergaben etwas andere Resultate, die aber nicht so klar sind. Wurden Keimlinge in einer Lösung gezogen, welche vorher elektrolysiert wurde, so wuchsen sie wesentlich besser als die Kontrollen, da durch den Strom ein für die Pflanzen günstiger Aufschluß der Salze in der Nährlösung erfolgt war.

Müller-Hettlingen (16) hat ähnliche Versuche an den drei Vertretern der Hauptgruppen des Phanerogamenreiches gemacht: *Vicia faba*, *Zea mais* und *Biota orientalis*. Er ließ im Gegensatz zu Elving Samen auf einer horizontalen Ebene auf feuchtem Flanell keimen. So konnte er beobachten, daß bei transversaler Durchströmung die Wurzelspitze sich so krümmt, daß der Strom ein absteigender wird; der Autor erklärt diese Reaktion damit, daß ein solcher, wie auch bereits oben erwähnt, weniger schadet als ein aufsteigender. Diese Resultate, welche allerdings unter anderen Bedingungen erhalten wurden, würden den Ergebnissen von Elving widersprechen.

Außerordentlich interessante Untersuchungen über den Einfluß des elektrischen Feldes auf die Zellteilung in pflanzlichen Organen verdanken wir Pentimalli (17). Er konnte an Hyazinthenwurzeln nachweisen, daß die chromatischen Elemente der karyokinetischen Figuren eine negative Ladung besitzen, die größer ist als diejenige, welche die kolloiden Körnchen der anderen Bestandteile des Kernes und des Plasmas haben können. Diese Ladung ist im ruhenden Kern sehr niedrig oder gleich Null. Mit dem Fortschreiten des karyokinetischen Prozesses nimmt die Ladung und damit die Tendenz, sich abzustoßen und zu wandern, zu und erreicht ihr Maximum in der Diasterphase. Roux hat in einer Anmerkung zu dieser Arbeit die Ergebnisse seiner ähnlichen Versuche nochmals mitgeteilt, auf die wir später, bei Besprechung des zoologischen Materials, zurückkommen. Die Befunde von Pentimalli wurden später von Clendon (18) bestätigt. Pentimalli konnte ebenfalls in einer neueren Arbeit weitere Beobachtungen beibringen (19). Bei Anlegung einer Spannung von etwa 30–110 Volt und einer Stromstärke von 0,00039–0,05 Amp. während einer Zeit, die zwischen 10 und 60 Min. schwanken darf, konnte er beobachten, daß entweder die ganze karyokinetische Figur gegen die Anode verschoben wird oder daß sich einzelne Chromosomen loslösen und sich auf eigene Faust ad maximum zum + Pol begeben. Ist die Zellmembran durchlöchert oder zerrissen, so kann sogar der Chromatinbestand aus der Zelle auswandern. Den Ursprung der Ladung erklärt Pentimalli dadurch, daß er annimmt, daß die Chromatinmassen eine semipermeable Membran besitzen und bei irgendwelchen Stoffwechselvorgängen eine Retention negativer Ionen erfolgt. Die Ladung könnte aber Formänderungen während der Teilungen erklären, da eine Änderung der Ladung in ihrer Größe auch eine Änderung der Oberflächenspannung im Gefolge haben muß.

Viel größeres Interesse brachte man aus praktischen Gründen den Elektrokulturen mit grünen Pflanzen entgegen, und daher liegt auch hier eine große Literatur vor. Schon Homberger (20) gibt an, daß bei der Einleitung schwacher Ströme in den Erdboden eine Vermehrung des Chlorophylls der dort wurzelnden Pflanzen erfolgt. Marrats (21)

beobachtete, daß die Samenkeimung durch Elektrisieren sehr gefördert werde. Versuche, welche in den 40er Jahren des vergangenen Jahrhunderts in England ausgeführt wurden, zeigten, daß unter 55 Versuchen 20 zugunsten einer Wirkung der Elektrizität sprachen, 10 dagegen, während 25 ohne Ergebnis verliefen (22).

Helmert (23) senkte in den Erdboden je eine Zinkplatte und eine Kupferplatte ein und verband beide außen durch einen Draht. Zwischen den Platten ließ er Kiefernfaat, Erbsen und Salat wachsen und er setzte voraus, daß der Cu-Zn-Strom stark genug sei, die Keimlinge zu beeinflussen. Die Kiefern keimten früher, sonst war außer eines kräftigeren Aussehens der Pflanzen keine wesentliche Beeinflussung wahrzunehmen. *Ross* (24) hat dann in einer ganz ähnlichen Weise wie *Helmert* Kartoffeln behandelt und will Knollen von $2\frac{1}{2}$ Zoll Durchmesser erhalten haben, im Gegensatz zu den Kontrollen, welche nur $\frac{1}{2}$ Zoll groß waren.

Blondeau (25) will durch Induktionsströme Früchte in ihrer Reifung beschleunigt, Äpfel, Birnen und Pfirsiche durch diesen Strom mürbe gemacht haben.

Tschinkel (26) beobachtete ein früheres Keimen von elektrisierten Samen, wobei die Differenz gegenüber den Kontrollen oft bis zu 8 Tagen betrug.

Braune (27) arbeitet wieder mit Kupfer-Zinkplatten sowie mit einem Strom, welcher von 14 Meidingererelementen geliefert wurde. Gegenüber den Kontrollen zeigten die als Versuchsobjekte verwendeten Rüben bei der Cu-Zn-Kombination einen Mehrertrag von 40 Met.-Ztr. und einen größeren Zuckergehalt von 0,3%. Die mit dem Batteriestrom behandelten wiesen einen Mehrertrag von 50 Met.-Ztr. und einen größeren Zuckergehalt um 0,5% auf. *Holderfleiss* (28) hat im gleichen Jahre (1885) in Wangern auf einem großen Versuchsfelde ebenfalls Zuckerrüben und Kartoffeln mit einer Cu-Zn-Kombination sowie mit einem Batteriestrom behandelt. Äußerlich zeigten die Kontrollen und elektrisierten Pflanzen keinen Unterschied, doch der Ertrag war bei der Cu-Zn-Anordnung um 115% bei den Rüben, um 124% bei den Kartoffeln gesteigert. Im Gegensatz zu den Ergebnissen der soeben zitierten Autoren konnte *Bruttini* (29) eine Förderung an Keimlingen von *Zea mais* und *Phaseolus* nicht feststellen. Schwache Induktionsströme blieben wirkungslos, stärkere verzögern oder verhindern zeitweilig bis dauernd die Keimung. Neuere Untersuchungen, z. B. von *Leed* (30) stellten wieder günstige Beeinflussung durch Elektrizität fest, was auf eine elektrische Zersetzung der Bodenbestandteile, somit auf eine indirekte Wirkung der Elektrizität, zurückgeführt wird.

Löwenherz (31) hat Versuche mit Wechselstrom aufgenommen, welchen er durch Kohlelektroden dem Boden zuleitete. Er konnte

wahrnehmen, daß Wechselstrom nicht schadet, oder nicht in jenem Maße, in welchem es ein gleich starker Gleichstrom macht. Durch den Stromdurchgang erhielt aber *Löwenherz* eine Erwärmung seiner Versuchstöpfe um etwa 20–30°. Daher sind die günstigen Ergebnisse des Wechselstromes wieder nur als indirekte Wirkungen zu werten. *Gassner* hat im Jahre 1907 die Ergebnisse der bisherigen Elektrokulturen diskutiert und eigene Versuche berichtet (32). Eine Nachprüfung der älteren Angaben über die Wirkung einer im Boden versenkten Cu-Zn-Anordnung hat bei Gerste, Buchweizen und Erbsen zu keinerlei positivem Resultat geführt. Ein Batteriestrom, durch Kohleelektroden dem Boden zugeführt, wirkt erst über einer Spannung von 110 Volt, und zwar im Sinne einer Schädigung. Die Befunde von *Löwenherz* in dieser Richtung wurden dadurch bestätigt. Diese Schädigung beruht »auf einer noch nicht mit Sicherheit zu präzisierenden einseitigen Schädigung der dem positiven Pol zugewendeten Wurzel«*seite*. Junge Pflanzen sind empfindlicher, ältere vertragen mehr Strom. Der Satz von *Löwenherz*, daß ein Strom nicht schadet, wenn er öfters seine Richtung wechselt, konnte von *Gassner* dahin erweitert werden, daß ein Strom in bezug auf pflanzliche Gebilde um so unschädlicher ist, je öfter er wechselt. Wenn der Quotient:

Wechsel pro min
Intensität

klein ist, d. h. viele Wechsel auf eine kleine Intensität entfallen, dann bleibt der Strom wirkungslos; ist hingegen die Frequenz niedrig, die Intensität groß, dann treten starke Schädigungen auf. Von großem Interesse ist es, daß *Gassner* feststellen konnte, daß Stromintensitäten, welche von Pflanzen noch ruhig vertragen werden (Wechselstrom), bereits hinreichen, um Tiere, und zwar Engerlinge, zu töten.

In den letzten Jahren sind in Deutschland und Österreich nur sehr wenige Versuche in dieser Richtung gemacht worden, während in England und in Amerika mehr Erfolge erzielt worden scheinen. Ein ganz neues Verfahren der Elektrokultur wird aus Amerika berichtet, das von *Wolf* und *Fry* stammt und den Namen Wolfrynprozeß führt. Die Autoren gingen von der etwas merkwürdigen Fragestellung aus, ob die Heilwässer nicht auch auf Pflanzen und Samen günstig einwirken können. Die daraufhin angestellten Versuche ergaben ein günstiges Resultat. Ebenso wirkten Radiumspuren, welche in dem Wasser, in welchem die Samen vor der Aussaat gebeizt wurden, enthalten waren. *Wolf* und *Fry* versuchten dann die Radiumwirkung nachzuahmen, indem sie die Samen in Lösungen verschiedener Elektrolyte legten, und dabei einen elektrischen Strom durchleiteten. Sie haben gute Resultate erhalten.

Über diesen Wolfrynprozeß und über eigene Versuche, die im

Jahre 1919 mit Unterstützung der Gartenbaugesellschaft in Ebling bei Wien ausgeführt wurden, berichtet *Bandl* (33). Saatgut, welches vor der Aussaat nach dem Wolfrynprozeß behandelt worden war, ergab bei Hafer einen Mehrertrag von etwa 80%. Da es sich aber nur um eine Beobachtungsreihe handelt, so möchte Verfasser noch keine allzu weiten Folgerungen ziehen.

Eine ausgesprochene Förderung des Wachstums *in vitro* neuerdings *Dieckrich* (34) beobachtet haben. Die Pflanzen, welche regelmäßig elektrisiert werden, sollen zwangsläufig Salze einverleibt bekommen, was eine Erhöhung des Stoffwechsels bedingt. Die Versuchsanordnung war folgende: 30 Bohnen (*Phaseolus vulgaris*) wurden keimen gelassen und nach 14 Tagen kamen 20 davon in eine Knoppsche Nährlösung, von denen wieder zehn täglich etwa eine Stunde elektrisiert wurden. Die Anode war ein Draht, welcher dicht neben der Pflanzenwurzel in der Flüssigkeit endete, während die Kathode den Stengel oberhalb des Deckels umfaßt und so zu gleicher Zeit der Pflanze als Stütze dient.

Außerordentlich weit reichen auch jene Experimente zurück, welche den Einfluß der *atmosphärischen Elektrizität* und der *elektrischen Bestrahlung* untersuchen. Zu den ältesten Versuchen gehören wohl die von *Maimbray* (35), welcher im Jahre 1746 Myrtenstöcke im Oktober der Einwirkung der Elektrizität aussetzte und feststellen konnte, daß diese neue Triebe ansetzten, was die Kontrollen nicht taten.

Zwei Jahre später konnte *Nollet* (36, 37) mitteilen, daß Pflanzen, welche in voller Vegetation elektrisiert wurden, während einer mehrstündigen Bestrahlung durch erhöhte Verdunstung an Gewicht verlieren. Senfkörner und andere Samen wurden im Keimen und im Längenwachstum gefördert. Die elektrisierten Pflanzen schienen aber schwächer zu sein als die nicht elektrisierten. Zu gleicher Zeit erschienen Mitteilungen von *Jallabert* (38), welcher unabhängig von den beiden zuletzt genannten Autoren zu gleichen Resultaten gekommen war. Als Versuchsmaterial dienten ihm Nelken, Zwiebel von Hyazinthen, Jonquillen und Narzissen; der Autor denkt an eine Beschleunigung des Säftestromes. Auch *Rose* (39) konnte die Ergebnisse seiner Vorgänger bestätigen. Desgleichen *Menon*.

Koestlin (40) war 1775 der erste, welcher einen Unterschied zwischen den Polen der Leitung machte. Er weist darauf hin, daß alle die vor ihm gemachten Arbeiten nur mit dem + Pol der Elektrisiermaschine angestellt wurden, und zeigt, daß die Anwendung des - Poles für die Pflanzen eine Schädigung bedeute.

Die ersten gründlicheren Arbeiten verdanken wir *Grandeau* (41, 42). Er umgab die Versuchspflanzen mit einem Drahtkäfig, welcher die Aufgabe haben sollte, die atmosphärische Elektrizität abzuhalten.

An Stelle seines Käfigs verwendete er dann später große Bäume, welche durch ihre Astverzweigung ähnlich abschirmend wirken sollten. Seine Ergebnisse sind folgende: Pflanzen, welche der Einwirkung der atmosphärischen Elektrizität entzogen werden, produzieren um 50—60% weniger an frischer Substanz, wie an Früchten und Samen als die Kontrollen. Im Eiweißgehalt konnte ein wesentlicher Unterschied nicht festgestellt werden, dagegen waren die Kontrollen reicher an Wasser und ärmer an Mineralstoffen. Höher wachsende Pflanzen wirken auf die neben ihnen wachsenden kleineren Genossen *nicht nur* durch Entzug von Licht und Wärme, *sondern* sie schirmen auch die atmosphärische Elektrizität ab.

Die Käfigversuche wurden von *Naudin* (43) wiederholt, ergaben jedoch ein negatives Resultat. Verf. will aus seinen Versuchen noch keine endgültige Entscheidung in der Frage ableiten, doch meint er, daß stets Spezies, Klima, Jahreszeit, Temperatur, Licht und Wetter, Aufbau und Zusammensetzung des Bodens usw. bei der Auswertung der Versuche berücksichtigt werden müssen.

Berthelon (44, 45) bestätigt die älteren Versuche von *Nollet* und *Jallabert*. + Elektrizität gibt den Blumen ein besseres Parfüm, den Früchten einen besseren Geschmack. — Elektrizität soll hingegen die Keimung wie die Entwicklung der Blätter sowie die Bildung der riechenden und färbenden Substanzen verzögern. Er war auch der erste, welcher feststellte, daß eine *wiederholte unterbrochene* Anwendung der Elektrizität einen größeren Effekt ergibt als eine kontinuierliche Bestrahlung. Er konstruierte auch ein Elektrovegetometer, welches aus einer auf einem Mast isoliert aufgestellten Stange bestand, von der aus eine Verbindung zu der über den Versuchspflanzen angebrachten Strahlvorrichtung hergestellt war. Später konstruierte er einen fahrbaren Apparat, welcher aus einem Wagen mit eingebauter Elektrisiermaschine und einer Gießvorrichtung für elektrisch aufgeladenes Wasser bestand.

Ein Jahr später wurden die Ergebnisse von *Berthelon* durch *Gardini* (46) bestätigt. Aber schon ein paar Jahre darauf finden wir Angaben, welche den früheren Befunden zu widersprechen scheinen. *Caromy* (47) beobachtete nämlich, daß die — Elektrizität die Pflanzen stärker beeinflusse als die + Elektrizität, was ja mit den Angaben von *Koestlin* und *Berthelon* im Widerspruche steht. In den folgenden Jahren wiederholt sich dieses Spiel öfters: 1788 bejaht *Vassili* (48) den Einfluß der Elektrizität, 1789 desgleichen *d'Ormoy* (49), während im gleichen Jahre *Rouland* (50) zu keinen positiven Resultaten kam. 1797 stellt *A. Rozières* und *Bilsborow* (51) wieder eine Beeinflussung fest. *Reuter* (52) gibt an, daß Samen, wenn sie zu lange der Einwirkung der Elektrizität ausgesetzt werden, ihre Keimkraft verlieren.

Wenn die Samen hingegen in Wasser quellen, das positiv aufgeladen ist, so soll die Keimung um einige Tage beschleunigt werden.

Solly (53), welcher eine Übersicht über die damaligen Befunde gibt, konnte in eigenen Versuchen keine Wirkung sehen und führt die Befunde der früheren Autoren auf Versuchsfehler zurück. *Fichter* (54) erhielt an Getreidearten und an Erbsen größere Erträge bei elektrischer Behandlung; der Mehrertrag schwankte zwischen 16 und 127%. Er konnte aber auch zeigen, daß die Elektrisierung einen Aufschluß des Bodens bedingt, welcher naturgemäß den Pflanzen zugute kommt.

Vanmarum (54a) wies darauf hin, daß Zweige von Euphorbien und von Feigenbäumen ihren Milchsafte nicht oder nur sehr langsam abgeben, wenn sie vorher einige Zeit elektrisiert worden sind. Er konnte auch beobachten [zitiert nach *Senebier* (55) S. 352], daß nach Entladung einer starken elektrischen Batterie auf Zweige einer Weide an diesen Stellen kein Ausschlagen erfolgte.

Auch in den Lehrbüchern wird das Problem noch als ungeklärt bezeichnet. *Treviranus* (56) zitiert nur die ältere Literatur und verweist auf Experimente seines Bruders, welcher mit Batteriestrom an einigen Gewächsen bei schwachen Intensitäten lebhaftere Vegetation, bei stärkeren hingegen Schädigung beobachtet habe. *De Candolle* (57) stellte in eigenen Versuchen nur eine vermehrte Transpiration unter dem Einflusse der strahlenden Elektrizität fest. *Bischoff* (58) erwähnt, daß in einer mit »Gewitter überladenen Atmosphäre« Samen etwas früher keimen sollen. *Senebier* (55) erklärt das Problem noch als ungeklärt. Desgleichen *A. v. Humboldt* (59). *Pfeffer* (60) schließt sich auch dieser Anschauung an, doch glaubt er, daß bei gewissen Intensitäten eine Beschleunigung des Wachstums, der Atmung und anderer »vitaler Tätigkeiten« erzielt werden könnte.

Auf Grund der von *Palmieri* 1850 gemachten Entdeckung, daß ein Wassergefäß, von dem das Wasser in dünnem Strahl ausfließt, die Ladung der Luft annimmt — eine Anordnung, wie sie als Tropfkollektor zur Bestimmung der Lufterlektrizität heute noch gelegentlich gebraucht wird — konstruierte *Celi* 1878 eine neue Apparatur (61). Von dem Tropfgefäß aus ging eine Leitung zu einer Glasglocke, unter der die zu bestrahlende Pflanze aufgestellt war. Über dieser befand sich ein feiner Kranz von Spitzen. Die Luft unter der Glocke wurde durch einen Aspirator ständig erneuert. Die von *Grandeau* gefundenen Tatsachen wurden von *Celi* bestätigt; der unter der Glocke elektrisierte Mais war in 10 Tagen 17 cm lang geworden, während die im übrigen gleichgehaltenen Kontrollen nur 8 cm Länge zeigten.

Maccagno (62) leitete die Lufterlektrizität den Pflanzen direkt zu. Der von der Kollektorelektrode kommende Draht ging in ein Platin-

stück über, welches in die äußere Rinde von Weinreben eingesenkt war. Mehr wurzelwärts befand sich eine gleiche, aber geerdete Elektrode. Die Versuche wurden während der Monate April bis September durchgeführt. Die Kontrollen zeigten mehr mineralische Bestandteile als die eigentlichen Versuchspflanzen, jedoch weniger Weinsteinsäure. Sehr gründliche Untersuchungen stammen auch von *Ingenhaus* (63, 64), welcher trotz sorgsamster Versuchsanstellung keine positiven Resultate erhalten konnte.

Am Ende des 19. Jahrhunderts erschienen nun Berichte über außerordentlich exakte und groß angelegte Versuche, welche von *Wollny* angestellt wurden. In einer der ersten Arbeiten (65) gibt er eine Übersicht über die Resultate seiner Vorgänger. Eigene Versuche (66) wurden mit Kartoffeln, Sommerroggen, Erbsen, Ackerbohnen, Sommerraps, Leindotter, Lein und Runkelrüben angestellt. Der Boden bestand aus humösem Kalksand, welcher stets gedüngt wurde, mit einem für Wasser vollständig durchlässigen Untergrund. Es wurden drei Versuchsreihen aufgestellt: Pflanzen, die unter einem isolierten Netz aus Kupferdrähten wuchsen, dessen Maschenweite 10 cm betrug, und bei welchem von den Verknüpfungspunkten etwa 20 cm lange Drähte vertikal herunterhingen. Das Netz befand sich etwa 1½ m über dem Erdboden. Die darunter wachsenden Pflanzen waren dem Einfluss des elektrischen Feldes in der Luft ausgesetzt. Eine zweite Reihe erhielt ein ganz gleiches, aber geerdetes Netz: die Pflanzen dieser Reihe waren der Lufterlektrizität entzogen. Schließlich wurden Kontrollpflanzen unter normalen Bedingungen ohne jede Vorrichtung gezogen. Die erzielten geringfügigen Unterschiede können nicht zugunsten der Lufterlektrizität erklärt werden. Sie sind so gering, daß die unkontrollierbaren Differenzen in der Bodenzusammensetzung und die Verhinderung des gleichmäßigen Lichteinfalles durch die Gitter zur Erklärung völlig hinreichen. Verf. glaubt aus seinen Versuchen auf eine Unwirksamkeit der atmosphärischen Elektrizität schließen zu dürfen. Auch die zu gleicher Zeit durchgeführten Versuche von *Bruttini* (29), welcher eine ähnliche Methode verwendete, wie die seinerzeit von *Pichner*, *Warrington* und *Specknew* erprobte, konnten nur eine Bestätigung der Befunde von *Wollny* ergeben.

Diesen negativen Befunden stehen aber gleich wieder einige bejahende Angaben gegenüber. So von *Aloi* (67). In 4jährigen Versuchsreihen, welche mit *Lactuca scariola*, *Faba vulgaris*, *Triticum aestivum*, *Zea mais* und *Nicotiana tabacum* angestellt wurden, zeigte es sich, daß die Pflanzen alsogleich schlechter gediehen, wenn ihnen auf irgendeine Weise die atmosphärische Elektrizität gänzlich oder auch nur teilweise entzogen wurde. In ähnlicher Weise konnte *Chodat* (68) zeigen, daß durch statische Elektrizität, welche durch eine *Holtzsche*

Elektrisiermaschine erzeugt wurde, eine Beschleunigung erzielt wurde. Außerdem zeigten die elektrisierten Keimlinge längere und schlankere Sprosse, die Hauptwurzel war dünner, die Nebenwurzeln zahlreicher und länger. Daß Elektrizität eventuell durch die Pflanzen abströmen könnte, haben ja die Untersuchungen von *D. Jonesco* (69) wahrscheinlich gemacht. Er untersuchte die einzelnen Baumarten auf ihre Leitfähigkeit, im Zusammenhang mit der Frage, welche Bäume am meisten der Blitzgefahr ausgesetzt seien. Er konnte nachweisen, daß diejenigen Bäume am meisten geschützt sind, welche den meisten Ölgehalt besitzen. Abgestorbene Äste erhöhen die Leitfähigkeit.

Daß an solchen spitzen Enden der Pflanzen ein Niederschlag von Emanation nachzuweisen ist, wurde bereits von *Elster* und *Geitel* (69 a) gezeigt. Dazu ist nun eine Feststellung von *Ernst* und *Záček* (69 b) von großem Interesse, nach welcher die Leitfähigkeit der Atmosphäre durch die Anwesenheit lebender Koniferenzweige erhöht wird. Diese Tatsache kann durch die Befunde von *Elster* und *Geitel* nicht erklärt werden, sondern zeigt auf andere Beziehungen der Pflanze zur atmosphärischen Elektrizität hin.

Daß solche Beziehungen vorhanden sind, zeigen auch die Feststellungen von *Zehnder* und *Tubeuf* (69 c). Die Autoren konnten beobachten, daß bei eingetopften Koniferen nach Durchleiten hochgespannter Ströme ein Abdürren der Gipfel auftrat. Die gleiche Erscheinung ist an Altholzbeständen ein bekanntes Krankheitsbild. Die Autoren schließen daraus, daß dieses Krankheitsbild auch im Freien durch Entladungen elektrischer Natur hervorgerufen wird, wenn die Spannung nicht ausreicht, um durch einen Funken (Blitz) eine momentane Entladung herbeizuführen. Diese Ströme werden natürlich mit den Veränderungen in der Leitfähigkeit der Atmosphäre ebenfalls andere Intensitäten zeigen und die jeweilige Beeinflussung der Pflanzen durch dieselben werden zu verschiedenen Zeiten verschiedene sein. Diese Annahmen werden durch die später zu besprechenden Arbeiten von *Stoppel* gestützt. Diese Autorin, deren Gedankengängen ich hier in bezug auf das Koniferenproblem gefolgt bin, verweist auch noch auf die Beobachtung von *Molisch* (69 d), welcher feststellte, daß auch die Wirkung radioaktiver Präparate in den verschiedenen Monaten, bzw. Jahreszeiten, eine verschiedene sei, und auch diese Tatsache würde mit der vorhin skizzierten Annahme übereinstimmen, daß die Vorgänge in der lebenden Substanz in Beziehung stehen zu der Leitfähigkeit der Atmosphäre. Wie bereits erwähnt, bilden diese Überlegungen den Ausgangspunkt für die Arbeiten der genannten Hamburger Botanikerin.

Mit den Untersuchungen von *Wollny* schien das Problem auf einem toten Punkt angelangt. Doch brach sehr bald eine neue Ära

für die Elektrokultur durch die Überlegungen und Versuche von *Lemström* (70) an. *Lemström* fragte sich, welche Faktoren bei der Reifung der Gerste im nördlichen Norwegen beschleunigend wirken. Die Ernte ist dort gewöhnlich um 11 Tage früher als in Norddeutschland; der Sommertag ist allerdings im Norden länger, doch ist die Gesamtsumme der dem Boden zugeführten Licht- und Wärmeenergie geringer. Als erklärender Faktor kann nach dem Autor nur die Luftelektrizität herangezogen werden. Er verweist einerseits auf die bekannte Tatsache, daß der Norden reich an elektrischen Entladungen, wie Nordlichter und dgl. ist, andererseits darauf, daß die Pflanzen jener Gegenden allerlei spitze Anhängsel, Grannen, lange Blattspitzen usw., besitzen, welche uns an die Apparaturen mancher physikalischer Versuche erinnern. Vorversuche mit einer kleinen Influenzelektrisierungsmaschine, deren — Pol in die Erde eines Blumentopfes ging, deren + Pol zu einem über den Topf gestülpten Netz führte, führten zu günstigen Ergebnissen. Versuche, welche *Lemström* auf freiem Felde anstellte, verursachten frühere Reife und Verbesserung der Güte und Menge.

Die Methode von *Lemström*, welcher auch bei den Versuchen im Terrain nur die Elektrisierungsmaschine verwendete, wurden in der Folge von *Logde* und *Newman* (71) verbessert. Sie ersetzten das Netz durch eine Reihe paralleler Drähte, welche untereinander einen Abstand von 6 m und vom Boden einen solchen von 5 m hatten. Die Maschine wurde durch einen hochgespannten Gleichstrom ersetzt, welcher durch Transformation und Umformung eines Wechselstromes durch Gleichrichterröhren gewonnen wurde. Die Versuche, welche auf einem 10 ha großen Feld bei Birmingham durchgeführt wurden, ergaben einen Mehrertrag von 35%.

In Deutschland wurde die neue Methode in etwas modifizierter Form von *Höstermann* (72) an der Versuchsanstalt der Gärtnerschule in Berlin-Dahlem ausprobiert. Es wurde eine Reihe von Versuchsbetten mit gleicher Bodenbeschaffenheit, gleicher Düngung und Bewässerung ausgewählt und mit Erdbeeren, Radieschen, Rapünzchen und Möhren bepflanzt. Die Beete wurden in vier Reihen eingeteilt: die erste als Kontrollen, deren Ertrag gleich 100% gesetzt wurde. Die zweite Reihe erhielt Drahtkäfige zur Abschirmung der atmosphärischen Elektrizität; diese Beete zeigten einen geringeren Ertrag, mit etwa 86%. Die dritte Gruppe der Parzellen erhielt einen Überbau aus einem Netz von Kupferdrähten, welche einen gegenseitigen Abstand von 4 m hatten, und 2,5 m über der Erde ausgespannt waren. In diese Drähte wurde ein hochvoltiger Gleichstrom gesendet. Starke Ströme verminderten den Ertrag in einzelnen Fällen bis zu 90%, während schwächere eine Steigerung bis zu 125% ergaben. Die vierte

Versuchsreihe endlich erhielt den gleichen Überbau, doch war dieser mit einem Fesselballon verbunden, welcher durch ein Stahlkabel in einer Höhe von 250 m gehalten wurde. Von diesem wurde die atmosphärische Elektrizität abgeleitet. Diese Gruppe zeitigte das günstigste Ergebnis: in einigen Fällen betrug der Gewinn 40%, d. h. der Gesamtertrag, bezogen auf die Kontrollen, war 140%. Weiter konnte beobachtet werden, daß Luft- und Bodenfeuchtigkeit eine Rolle spielen; es zeigte sich, daß die Bestrahlung um so günstiger wirkt, je größer die Luftfeuchtigkeit ist oder je besser der Boden berieselt wird. Sonst können die Pflanzen leicht geschädigt werden. Auch die Zeit der Bestrahlung ist nach den Befunden von *Höstermann* nicht gleichgültig: am besten ist die Bestrahlung — der Feuchtigkeit wegen — am Morgen oder am Abend durchzuführen, niemals aber im grellen Sonnenschein. Sehr günstige Ergebnisse werden bei Nebel erzielt.

Die Versuche von *Höstermann* gehören zu den ersten, bei denen exakte Ergebnisse erhalten worden sind. Sie würden wohl auch erklären, warum so viele Autoren nicht zu gleichen Resultaten gekommen sind; es wurden einfach die erst von dem genannten Autor gefundenen Regeln nicht beachtet. Die Versuche erklären aber auch, warum die Experimente, welche in England ausgeführt wurden, niemals zu gänzlich negativen Resultaten führten, während dieses in Deutschland, wie ja die Literatur zeigt, sehr oft der Fall war. Die Lage Englands ist eben eine andere, das Klima dieses Landes durch die Lage am Meer ein wesentlich feuchteres als in Deutschland.

In der Tatsache des reichlichen Wasserverbrauches seitens der elektrisch bestrahlten Pflanzen sieht *Gassner* (32) auch die Erklärung für das bessere Wachstum: der reichliche Wasserkonsum soll nach dem genannten Autor durch reichlichere Verdunstung unter dem Einflusse des elektrischen Windes bedingt sein. Eigene Versuche haben ihm nämlich gezeigt, daß elektrisierte Töpfe bis zur sechsfachen Menge mehr Wasser verdunsten als die Kontrollen. Durch die Verdunstung wird aber mehr Wasser aus dem Boden in die Pflanze hineingeschafft und mit dem Wasser natürlich auch gelöste mineralische Bestandteile. Es tritt indirekt durch die Elektrizität veranlaßt ein regerer Stoffaustausch ein.

Kühn (73) hat dann auf dem Versuchsfeld der Universität Halle im Jahre 1910 ähnliche Versuche durchgeführt. Es zeigte sich zwar, daß bei Gras und Getreide bessere Resultate ohne Bestrahlung erzielt werden, doch bei Zuckerrüben erwies sich eine Förderung als unverkennbar. Bei geringeren Intensitäten betrug der Mehrertrag nahe an 5%, bei stärkeren 11,28%. Doch reichte der Mehrertrag nicht hin, um die Kosten der Anlage zu decken, so daß die allgemeine Anwendung in der Landwirtschaft nicht rentabel erscheint.

Im Gegensatz zu diesen Erfahrungen wurde von *Gerlach* und *Eylwein* (74, 75) jede Einwirkung strahlender Elektrizität verneint. Über den Pflanzen wurde ein Netz angebracht, das in der einen Reihe mit Einphasenwechselstrom von 20000 Volt geladen wurde, in einer anderen mit dem + Pol, einer dritten endlich mit dem - Pol einer Influenzmaschine verbunden wurde. Als Versuchspflanze wurde Hafer angebaut. Es zeigten sich aber keinerlei Unterschiede, wie es übrigens nach den schönen Versuchen von *Höstermann* auch zu erwarten war. Aus den bis jetzt berichteten Versuchen geht ja schon hervor, daß sich nicht alle Pflanzen zur Elektrokultur eignen, speziell Getreide nicht, während krautartige Pflanzen viel günstigere Resultate ergaben.

Eine für praktische Zwecke ausgearbeitete Apparatur wurde von *Breslauer* (76) entworfen und ausprobiert. Über einer Fläche von 60000 qm wurden in einer Höhe von 5–6 m über dem Boden verzinkte Stahldrähte in einem gegenseitigen Abstand von 10 m ausgespannt. Diese werden mit dem + Pol der Stromquelle verbunden, während ihr - Pol geerdet ist. Als Strom diente zunächst Gleichstrom, welcher mittels eines Quecksilberunterbrechers unterbrochen wurde; dann gelangte er in einen Transformator, wodurch die Spannung erhöht wird, und nach Vorschaltung von Gleichrichterröhren werden nur die Stromstöße in der einen Richtung als hochgespannter Gleichstrom zum Netz durchgelassen. Interessant sind die Berechnungen über die ausgestrahlte Energie, welche *Breslauer* seinen Betrachtungen zugrunde legt. Unter der Berücksichtigung, daß zwischen 25 mm dicken Kugeln eine Spannung von 3000 Volt zur Erzeugung eines 1 mm langen Funkens ausreicht, ergab sich zwischen Erde und Netz eine Potentialdifferenz von 65000 Volt. Ein Milliampèremeter wurde in den geerdeten Teil der Leitung eingeschaltet und seine Ausschläge entsprechen den Strommengen, welche durch das Netz abgestrahlt werden. Bei trockenem Wetter zeigte das Meßinstrument 0,51 M.A. Daraus ergibt sich ein Gesamtaufwand einer Strommenge von $0,9 \times 10^{-5}$ Amp. St. Nach *Kähler* (77) beträgt die in natürlichen Verhältnissen vorhandene Strommenge im Jahresmittel 2×10^{-9} Amp. St. Wir sehen also, daß bei der künstlichen Bestrahlung die Intensitäten, welche den Pflanzen zur Verfügung stehen, das 1000fache bis 10000fache der natürlichen Werte betragen.

Mit der von *Breslauer* angegebenen Methode wurden Versuche von *Trnka* (78) angestellt und auf dem VIII. Intern. Kongreß für angewandte Chemie berichtet. Die Versuche wurden auf dem Landgute Petrovic bei Prag durchgeführt. Die Stromquelle lieferte eine Spannung von 100000 Volt. Die Bestrahlung erfolgte nur einige Stunden täglich, bei Regen und großer Hitze wurde die Apparatur ausgeschaltet. Die Resultate waren günstig: es wurde ein besseres

Wachstum und größere Erträge erzielt, trotzdem während des Sommers (1911) eine große Dürre herrschte. Bei Rüben wurde ein Mehrertrag von etwa 20% erzielt, bei anderen nicht angegebenen Pflanzen gar ein solcher von 100%.

In den letzten Jahren werden auch gute Erfolge aus England und Frankreich berichtet. So von *E. Britton* (79), welcher eine ähnliche Methode wie *Breslauer* verwendete. Das Netz befand sich am Beginn der Versuche ganz nahe am Erdboden, als aber die Keimlinge zu wachsen begannen, wurde das Netz gehoben, so daß es am Ende der Versuche etwa 1,8 m über dem Blattwerk angebracht war. Die Bestrahlung erfolgte früh und abends, im ganzen wurden an elektrischer Energie in 122 Entladestunden 128 Kilowattstunden verbraucht. In vier Fällen konnte ein Mehrertrag, in einem ein Minderertrag beobachtet werden, doch waren die Ergebnisse bei den einzelnen Pflanzen wie bei den einzelnen Versuchsfeldern verschieden. Versuche, die im Jahre 1918 in Chester angestellt und ohne Nennung des Autors referiert wurden (80), haben bei Verwendung der gleichen Methodik im großen und ganzen negative Resultate ergeben. Bei Erbsen und Bohnen zeigte sich ein Minderertrag, welcher zwischen -27% und -73% schwankte, während bei Kartoffeln günstige Ergebnisse zu verzeichnen waren. Kohl wurde hingegen um 2 Wochen früher marktreif und war merklich von Raupen verschont. Es wurde täglich 2-4^h bestrahlt.

Versuche, welche in den Jahren 1917 und 1918 in Frankreich ausgeführt wurden (81), ergaben im Jahre 1917 einen Mehrertrag von 17,2%, 1918 einen solchen von 12,6%. Die angelegte Spannung betrug 30000 bis 39000 Volt; bestrahlt wurde von 6-9^h früh und von 19-22^h abends.

Von außerordentlich großem Interesse sind die Arbeiten der Hamburger Botanikerin *R. Stoppel*. Versuche über die spontanen Bewegungen der Blüten von *Calendula arvensis* (82, 83) und der Blätter von *Phaseolus* (84) haben nämlich gezeigt, daß für das Zustandekommen dieser Bewegungserscheinungen ein rhythmisch sich ändernder, äußerer Faktor verantwortlich gemacht werden muß. Temperaturschwankungen und Änderungen im Schwerfeld wurden durch Versuche als unwirksam erkannt (85); Pflanzen, deren Samen in Amerika oder in Java gereift waren, zeigten dieselben Bewegungskurven wie einheimische. Von großem Interesse ist es nun, daß die Bewegungskurven der Blätter, welche ihre tiefste Stellung zwischen 3 und 5^h morgens erreichen, parallel gehen den Schwankungen, welche die Leitfähigkeit der Atmosphäre im Laufe eines Tages aufweist. Die Bewegungen der Blätter können durch Anfassen des Topfes gestört werden oder durch Isolation des Topfes gegenüber der Erde. Wird

die atmosphärische Elektrizität durch ein feines geerdetes Gitter abgeschirmt, so werden die Störungen noch erheblicher, ja die Bewegungen können dadurch völlig unregelmäßig werden. Bei grünen Pflanzen kann in diesem Falle ein Aufladen des Topfes durch Verbinden mit dem $+$ oder $-$ Pol der Stadtleitung die Bewegung wieder hervorrufen. Etiolierte Pflanzen geben dabei aber ihre Bewegung ganz auf. Innerhalb eines $+$ geladenen Gitters behalten isoliert aufgestellte Pflanzen ihre Bewegung weiter. Bei $-$ Ladung treten ebenfalls Störungen auf.

In einer späteren Arbeit hat *Stoppel* (86) den Nachweis erbracht, daß auch in geschlossenen Räumen eine Periodizität der Leitfähigkeit der Atmosphäre besteht, welche bei dauernder Dunkelheit scharf ausgeprägt ist, im Licht aber verwischer wird. *Stoppel* stellte sich nun die Frage, ob die verschiedene Ionisation der Atmosphäre nicht einen direkten Einfluß auf die chemischen Reaktionen in den lebenden Systemen haben könnte, und zog zur speziellen Untersuchung die Verbrennungsvorgänge in der Pflanze heran. Es ließ sich nachweisen (87), daß die Atmungsintensität bei *Aesculus* durch Ionisation der Luft mittels Carnotid gesteigert wird. Die fördernde Wirkung war am stärksten bei abgeschnittenen, chlorotischen Zweigen, bei grünen traten einzelne Ausnahmen hervor, aber bei eingetopften Pflanzen war immer noch in $\frac{2}{3}$ der Versuche Förderung, in $\frac{1}{3}$ Hemmung zu beobachten.

Marguerite Henrici (165) konnte beobachten, daß Pflanzen, die sich in ionisierter Luft befanden, mehr assimilierten, als die Kontrollen, wenn als Versuchspflanzen Bewohner alpiner Gegenden herangezogen wurden. Die Pflanzen waren bei den Versuchen stark beleuchtet. Bei Ebenenpflanzen zeigte sich der umgekehrte Effekt; sie wiesen in normaler Luft eine größere Assimilationstätigkeit auf. Dabei zeigte sich, daß die Wirkung der Ionen auch von der Lichtintensität abhängt. So konnte bei ganz schwacher Beleuchtung eine Förderung der Photosynthese auch bei Ebenenpflanzen beobachtet werden, bei mittlerer Beleuchtung sind die Werte gleich den Kontrollen, bei intensivem Licht tritt aber eine Hemmung ein. Bei Alpenpflanzen trat bei stärkster Beleuchtung höchstens eine Angleichung an die Kontrollen ein, niemals wurde aber eine Schädigung beobachtet. Die Förderung der Photosynthese durch die atmosphärische Elektrizität, deren Träger ja die Ionen sind, kann so weit gehen, daß die Pflanzen bei Lichtintensitäten noch assimilieren, bei denen sie ohne Ionen einfach verhungern würden. Ebenso konnte eine Herabsetzung der Lichtintensität teilweise durch Vergrößerung der Kohlensäuremenge, die den Pflanzen zur Verfügung stand, ausgeglichen werden.

Bereits *Spoehr* (88) hat eine tagesperiodische Schwankung der Atmung festgestellt und auf die Luftionisation zurückgeführt. Auch

die vielleicht nicht ganz einwandfreien Arbeiten von *Knight* und *Priestley* (89) zeigten eine Erhöhung der Atmungsintensität gequollener Samen unter dem Einflusse strahlender Elektrizität, welche allerdings von den Autoren auf Wärmewirkung zurückgeführt wird. *Stoppel* glaubt allerdings, daß diese Annahme zur Erklärung nicht ausreicht. Dagegen fanden *Benzür* und *Fuchs* (90) eine Steigerung des Sauerstoffverbrauches und der CO_2 -Abgabe beim Menschen nach Inhalation großer Dosen Emanation; ebenso gilt nach *Falta* und *Schwarz* (91) eine Steigerung des Gaswechsels durch Inhalation von Emanation als erwiesen. *Loewy* und *Plesch* (92) konnten solche Feststellungen nicht machen. *Stoppel* schließt nach Hinweis auf die soeben wiedergegebene Literatur auf eine sehr bedeutende Beeinflussung des pflanzlichen Lebens durch die Lufterlektrizität.

Zur dritten Gruppe von Untersuchungen endlich, welche den Einfluß induzierter Elektrizität auf die Lebewesen untersucht, liegt keine so reichliche Literatur vor.

Zunächst ist da der Versuche von *Reinke* (93) zu gedenken, welcher durch Magnete das Wachstum von *Scipus*-Halmen beeinflussen wollte. Er konnte aber keine Einwirkung feststellen. In ähnlicher Weise verfuhr *Tolomei* (94), welcher die Wirkung magnetischer Felder auf die Keimung untersuchte. Er stellte fest, daß eine geringe magnetische Kraft keine Wirkung ausübt, daß aber bei stärkeren Intensitäten eine Beschleunigung der Keimung eintreten kann, je nach der Lage des Samens zu dem magnetischen Felde. Er konnte auch beobachten, daß die heranwachsenden Organe das Bestreben zeigen, dem Zentrum des Feldes zu entfliehen; junge Pflänzchen erwiesen sich als diamagnetisch. *Becquerel* (1), welcher bei direkter Einwirkung eines galvanischen Stromes auf enthäutete *Chara*-Fäden eine Hemmung beobachtete, konnte keinerlei Wirkung feststellen, wenn er den *Chara*-Faden in einem von Strom durchflossenen Solenoid unterbrachte.

Spilker und *Gottstein* haben Bakterienkulturen dadurch zu beeinflussen gesucht, daß sie dieselben in eine Spirale brachten, welche von einem konstanten Strom durchflossen wurde (8). In einer solchen Anordnung kann allerdings kein Strom induziert werden, da Induktionseffekte ja nur von sich bewegenden Kraftlinien ausgeht werden. Gleichwohl beschreiben die Autoren, daß es ihnen gelungen sei, die Bakterienkulturen gänzlich abzutöten. Sie konnten dabei auch feststellen, daß die Stromstärke je nach der Stromflußzeit verschieden sein kann, um den gleichen Effekt zu erreichen. So sollte ein Strom von 5 Amp. 22^h zur Tötung der Bakterien brauchen, während ein solcher von 12,5 Amp. den gleichen Effekt in 1^h erreicht. Eine genaue Nachprüfung dieser Versuche durch *Krüger* (9) hat keine Bestätigung dieser Befunde erbracht. Ebenso erging es

Friedenthal (95), welcher 1896 seine Beobachtungen veröffentlichte. Dieser Autor konnte aber zeigen, daß im Solenoid eine höhere Temperatur herrschte, eine Beobachtung, welche eventuell zur Erklärung der Resultate von *Spilker* und *Gottstein* herangezogen werden kann.

D'Arsonval und *Charrin* (96) untersuchten den Einfluß von Hochfrequenzfeldern auf Bakterien. Durch eine Reihe von Hilfsapparaten und durch Vorschaltung einer Leydenerflaschenbatterie erzeugten sie mit Hilfe einer Influenzelektrisierungsmaschine einen Strom, welcher eine Frequenz von 11 000 000 Wechsel per Sek. aufwies. In die Mitte eines von diesem Strom durchflossenen Solenoides brachten sie Kulturen von *Bac. pyocyaneus*. Proben, welche von dieser Kultur nach 10 oder 20 oder 60 Min. nach Beginn dieser Behandlung entnommen wurden, zeigten, daß die Bakterien zwar ihre Vermehrung, ihre Form und die pathogenen Eigenschaften unverändert behalten hatten, daß aber die Farbstoffbildung beeinträchtigt war. In späteren Versuchen gelang es den Autoren mit einem Strome, dessen Spannung 30 000 Volt betrug, die Bakterien etwas mehr zu schädigen, aber eine Tötung derselben schien nicht möglich zu sein.

Hochfrequenzfelder wurden auch von *Lesage* (97) in ihrer Wirkung auf *Penicillium* untersucht. Als Stromquelle diente ein Rumkorff mit 13—15 cm Funkenlänge. Das Wachstum dieses Pilzes war im Felde beschleunigt. Doch konnte der Verf. zeigen, daß ein eingesenktes Thermometer eine Temperaturerhöhung bis zu 3° anzeigte, so daß die beobachteten Wirkungen nur als Wärmewirkungen zu werten sind.

Was die Untersuchungen über die Elektrokultur *tierischer* Organismen betrifft, so ist hier die Literatur nicht allzu zahlreich. Entsprechend der Einteilung, der wir bei den pflanzlichen Organismen gefolgt sind, wollen wir auch hier drei Gruppen von Versuchen unterscheiden.

Versuche der ersten Gruppe sind wieder solche, welche die Elektrizität den Lebewesen direkt oder dem Medium, in welchem sie leben, zuleiten. Es sei an dieser Stelle gleich darauf hingewiesen, daß eine Reihe von Elektrotherapeuten angeben, daß unter dem Einflusse einer elektrischen Behandlung eine Erhöhung der Assimilation beim Kranken eintreten könnte (98). Auch *Roux* (105 u. 124) weist auf diese Tatsache hin. Damit würden auch die Versuchsergebnisse von *Legros* und *Onimus* (99) übereinstimmen, welche Ähnliches beobachtet haben; die Autoren elektrisierten mit galvanischem Strom eine Reihe von jungen Hunden, indem sie eine der Vorderpfoten und eine der Hinterpfoten in lauwarmes Wasser tauchten, und je $\frac{1}{4}$ h täglich den Strom durchgehen ließen. Am Ende der sechsten Woche zeigten diejenigen

Tiere desselben Wurfes ein *größeres* Gewicht, welche elektrisiert worden waren.

Einige Beobachtungen liegen auch an embryologischem Material vor. Der erste, welcher Wirbeltiereier zur Untersuchung heranzog, war *M. Rusconi* (100). Er ließ den Strom eines Voltaelementes durch Eier von *Rana* gehen und konnte feststellen, daß dieselben sich ein wenig rascher entwickelten. *Lombardini* (101) untersuchte ebenfalls den Einfluß des elektrischen Stromes, welcher von einem Bunsenelemente geliefert wurde, auf Eier von Amphibien und Vögel. Er behandelte dieselben verschieden lange mit dem Strom und konnte je nach der Stromflußzeit eine verschiedene Wirkung wahrnehmen. Eine Behandlung von etwa 40 Minuten beschleunigte in der Folge etwas die Entwicklung, eine solche von 8 Tagen rief speziell bei den Hühnereiern Mißbildungen hervor. Aus seinen Versuchen zieht der Autor den allgemeinen Schluß, daß stärkere Ströme bei kurzer Stromflußzeit, schwächere bei längerer Einwirkung eine geringe Beschleunigung der Entwicklung hervorrufen.

Fasola (102) hat nicht den galvanischen, sondern den Induktionsstrom in seiner Wirkung auf *Rana*-Eier untersucht. Er ließ den Strom nur während der ersten Entwicklungstage durchgehen und konnte feststellen, daß die so behandelten Tiere etwas früher ausschlüpften. Der Autor will jedoch die Beschleunigung auf die durch den Strom produzierte Joulesche Wärme zurückführen.

W. Roux hat 1891 (Nr. 124 b bis f) Froscheier, die in einer runden Glasschale in $\frac{1}{2}\%$ iger Kochsalzlösung lagen, von den am Rande der Schale eingesetzten Elektroden aus, also »intraelektrolytär«, mit Gleichstrom und Wechselstrom durchströmt. Die Eier verfärbten sich grau an den gegen die Elektroden gewendeten Polseiten, indem Protoplasma in feinen Körnchen und Tropfen durch die Eirinde tritt. Die zwischen diesen »Polfeldern« gelegene »Äquatorzone« ist lange Zeit nicht sichtbar verändert. Polfelder und Äquator grenzen sich bei diesen »runden«, »intraelektrolytär« liegenden, also nicht von den Elektroden berührten Gebilden mit Potentialniveauflächen des ganzen elektrischen Feldes ab; an dieser Linie erfolgt auch Kontraktion und Aufplatzen der Eirinde. Bei einer den ganzen Boden der Schale bedeckenden Schicht sieht man daher direkt die Flächen gleichen Potentials, zu welchen die Stromfäden rechtwinklig verlaufen. *Roux* nennt diese typisch lokalisierte und typisch gestaltete »sichtbare« Veränderung: »morphologische elektrische Polarisation«. Vom erwachsenen Tier reagiert nur noch die Schleimhaut der Gallenblase in dieser »sichtbaren« Weise.

Diese Elektrisation beeinflußt nicht »direkt« die Richtung der ersten Teilung des Eies, obgleich bei großen Polfeldern die erste Furche stets den Eiäquator »in Richtung der Stromfäden« teilt, und zwar

halbiert. Dies geschieht aber deshalb, weil dies die Richtung und Lage der »kleinsten«, durch den Mittelpunkt des noch lebenden Teiles des Eies gehenden Ebene ist. Sind die Polfelder sehr klein, so hat die erste Furche verschiedene Richtung, die nach *Roux*' anderweitigen Versuchen von der Befruchtungsrichtung und von der Eieinstellung abhängt.

Besonders wichtig ist, daß bei dieser intraelektrolytären Durchströmung des schon mehrfach geteilten Eies: der Morula und Blastula, wenn sie normal lebenskräftig sind, jede einzelne Zelle für sich zwei Polfelder bildet. Ist aber die Morula durch schwache Vergiftung, Erwärmung auf 40° C oder lange fortgesetzte Durchströmung geschwächt, so geht die momentane anfängliche »Spezialpolarisation« rasch in die »Generalpolarisation« des ganzen Eies über, die in Bildung von zwei großen Polfeldern besteht, so als wenn das Ei nicht in Zellen geteilt wäre. Dieses wunderbare Verhalten leitet *Roux* vermutungsweise davon ab, daß durch die »Störung« die Regulationen erweckt werden und das vielzellige Ei daher jetzt als »einheitliches Ganzes« reagiert (Nr. 124 d).

Eine größere Arbeit über die Entwicklungsänderungen durch den elektrischen Strom verdanken wir *Windle* (103). Er verwendete als Untersuchungsmaterial Forelleneier. Er brachte diese in Glasgefäßen unter, welche von Wasser durchströmt waren. In die gegenüberliegenden Ecken einer Wanne führte er die Pole einer Daniellbatterie ein, welche aus zwei Elementen bestand, also offenbar 2 Volt lieferte. Nähere Daten werden nicht angegeben. In jede der Wannen kamen 300 Eier. Von diesen schlüpften bei den Kontrollen 150 aus, während die Zahl bei den elektrisierten nur 117 betrug. Die Tiere starben aber sehr bald. Eine Beschleunigung der Entwicklung wird nicht berichtet.

Rossi (104) stellt an Urodeleneiern Versuche an. Die Eier kamen in Glasröhren von 23 mm Durchmesser, als Elektroden dienten runde Platinbleche, welche in die Röhren hineingesteckt wurden. Als Stromquelle dienten zwei Quecksilbersulfatelemente; ein eingeschaltetes Galvanometer zeigte 0,507 M.A. Die Durchströmung dauerte 6^h. Es wurden nur Störungen der Entwicklung beobachtet. Unter anderem traten auf: unregelmäßige Verteilung des Pigmentes, mehr oder weniger tiefe Furchen am animalen Pol, Austritt von Eibestandteilen, Ungleichheit der Blastomeren in Größe und Form, unregelmäßiger Verlauf aller Furchen; weiter Störung der Kernteilung durch Fragmentierung oder abweichende Orientierung. Auf Grund seiner Untersuchungen und auf Grund der Versuche über Entwicklungsstörungen bei den Amphibien glaubt der Autor den Schluß ziehen zu dürfen, daß diese Wirkungen nicht spezifisch elektrischer Natur sind, daß vielmehr die Elektrizität so wirke wie alle anderen Reize, welche die Entwicklung modifizieren

oder ihr einen von der normalen Richtung abweichenden Gang aufzwingen.

Alexander [zitiert nach Kammerer (122)] hat trächtige Mausweibchen unter dem Einfluß eines elektrischen Poles gehalten; die geworfenen Jungen zeigten stets nur männliches Geschlecht. $+$ und $-$ Pol verhielten sich in dieser Beziehung ganz gleichartig. Kammerer glaubt, daß es sich hier nur um eine erhöhte Sterblichkeit des weiblichen Geschlechtes unter der Einwirkung dieser Schädigung handeln kann.

Roux prüfte schon 1885 die Frage, ob etwa die Verteilung statischer Elektrizität auf der Oberfläche des Embryos an der typischen Gestaltung einen Anteil habe, indem solche Elektrizität das Wachstum anregt. Er spießte Embryonen mit je einer Nadel an den Wachsboden der Glasschale; die weitere Formbildung erfolgte trotz der dadurch notwendig bewirkten abnormen Verteilung etwa vorhandener natürlicher Elektrizität in typischer Weise. Dieses negative Ergebnis verführte ihn aber nicht zu der Folgerung, daß nicht doch im Inneren der Zellen und interzellulär elektrische gestaltende Wirkungen stattfinden könnten (Nr. 105, Ges. Abh. II, S. 144). Froscheier, welche in Glasröhren aspiriert waren und von einer elektrischen Spirale aus umströmt wurden, ließen keine Wirkung dieses Stromes auf die Richtung der ersten Teilung des Eies erkennen (1885, Nr. 124a, Ges. Abh. II, S. 319). Auch die Einschaltung des Eies zwischen starke Elektromagneten bekundete keine derartige Wirkung (loco cit.). Er läßt aber offen, ob nicht Anwendung stärkerer Agentien einen Erfolg ergeben könnte.

Eine interessante Beobachtung hat auch Zannolli (106) gemacht, welche zeigt, daß große biologische Veränderungen, welche unter dem Einflusse der Ströme entstehen, unter Umständen reversibel sein können. Er konnte nämlich zeigen, daß ein agglutinierendes Serum durch den elektrischen Strom sowohl an der Kathode wie an der Anode *desaktiviert* werden kann, daß aber diese Eigenschaft durch Schütteln der Flüssigkeit, d. h. durch Vereinigen des Anoden- und Kathodenserums, wieder rückerhalten werden kann. Er verwendete eine Stromquelle von 8 Volt, welche während 2^h eine Stromstärke von 0.5 M.A. durch das Serum sandte. Eine Neutralisation des Anoden- und Kathodenserums vor der Mischung hatte auf den Endeffekt *keinen Einfluß*.

Von besonderem Interesse sind die Versuche, welche wir mit konstanten und mit unterbrochenen Strömen anstellen können. Es hat sich nämlich gelegentlich gezeigt, daß die Wirkung unterbrochener Ströme von der konstanter oft verschieden ist. Als besonderes Beispiel sei auf die Ströme verwiesen, welche von Leduc (107) zur Erzeugung der Elektronarkose verwendet werden. Es handelt sich um Ströme, welche in der Sekunde sehr oft unterbrochen werden, und da die Unter-

brechung plötzlich ohne Öffnungsfunken geschieht, stellt die Abbildung einer solchen Stromkurve ein Mäander dar, daher diese Ströme auch Mäanderströme genannt werden. Zu ihrer Erzeugung hat *Leduc* einen eigenen Apparat angegeben. Um bei einem Tiere den elektrischen Schlaf hervorzurufen, muß man demselben zwei Elektroden aufbinden, eine an der Stirn, die andere z. B. auf dem Rücken. Die Stirnelektrode muß mit dem — Pol in Verbindung stehen, um das Maximum der Wirkung zu erzeugen. Alle Nebenapparate dürfen erst in jenen Teil des Stromkreises eingeschaltet werden, welcher mit der großen Rückenelektrode in Verbindung steht. Für das Kaninchen wird eine elektromotorische Kraft von etwa 6–8 Volt bei einer Stromstärke von etwa 1–2 M.A. im unterbrochenen Stromkreis benötigt. Stromflußzeit + Pause nennt *Leduc* eine Periode; für den elektrischen Schlaf ist am besten eine Periodenzahl von 100/sec zu verwenden und die Stromflußzeit soll $\frac{1}{10}$ der Periode betragen, so daß die Stromflußzeit absolut $\frac{1}{1000}$ sec beträgt. Ein Kaninchen hat ohne Schaden eine solche Narkose von über 8^h ausgehalten. Auf diese Ströme soll in einer späteren Mitteilung näher eingegangen werden, auch auf die sogenannten Schwellungsströme, über welche uns *Liebesny* (108) berichtet.

Auch sonst wissen wir, daß Gleich- und Wechselstrom eine verschiedene physiologische Wirkung haben. Schon die Tötungsspannungen in bezug auf den Menschen sind verschieden: sie betragen für Wechselstrom im Mittel 150 Volt, für Gleichstrom 250 Volt. So haben auch *Bikeles* und *Zbyszewski* (109) berichtet, daß durch Wechselstrom bei Reizung des Gehirnes und der *Medulla oblongata* zunächst eine Herzemmung durch Vaguserregung auftritt, welche von einem Tonus der Extensoren begleitet ist. Nach kurzer Zeit treten dann unter Ansteigen des Blutdruckes Vaguspulse auf. Auch Atmungshemmung zwischen In- und Expiration gelangte zur Beobachtung. Bei Gleichstrom sind zur Erzielung der gleichen Erscheinungen wesentlich höhere Intensitäten erforderlich. Versuche, welche ebenfalls hierher gehören, sind von *Jellinek* (110) an Katzen ausgeführt worden. Werden nämlich an solchen Tieren zwei Elektroden an den Bindehäuten angelegt, so tritt nach einer kurzdauernden Stromzuführung ein typischer epileptischer Anfall auf. Bei Verwendung von Gleichstrom gelangt nur ein vorübergehendes Zusammenfallen des Tieres zur Beobachtung. Auch *Fritsch* und *Hitzig* (111) haben ja schon lange vorher bei direkter Gehirnreizung einen wesentlichen Unterschied zwischen Gleich- und Wechselstrom gefunden¹⁾.

¹⁾ Neuerdings hat auch *E. Schülf* Versuche über die Erzeugung von epileptischen Anfällen durch Wechselstrom angestellt (Zeitschr. f. d. ges. exper. Medizin, Bd. XXVIII, Heft 1/4, S. 127–143, 1922). Der Strom wurde den Versuchstieren (Hunden) durch Elektroden zugeführt, welche an die Augen angelegt

Einzelne Beobachtungen liegen auch über den Einfluß der *atmosphärischen Elektrizität* auf tierische Organismen vor. So erwähnt *Quetelet* (112) bereits im Jahre 1867, daß die Cholera bei niedrigen Werten des *Luftelektrischen Potentials* zunimmt, was aber *Arrhenius* (113) darauf zurückführt, daß bei solchen niedrigen Werten auch große Wärme und Feuchtigkeit zu beobachten sind, was beides für die Virulenz der Vibrionen sehr günstig ist. Dagegen hat *Arrhenius* (113) eine andere Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität feststellen wollen. Es zeigt sich, daß in Deutschland eine Periodik in der Nativität besteht, und *Arrhenius* glaubt diese auf eine Periodik der Menstruation zurückführen zu können. Tatsächlich hat in den untersuchten 25000 Fällen sich eine solche nachweisen lassen. Eine komplizierte mathematische Berechnung zeigte, daß das Menstruationsmaximum 0,8 Tage nach dem Maximum der Luftelektrizität zu liegen kommt. Die Wirkung denkt sich *Arrhenius* nicht etwa direkt, sondern es soll unter dem Einflusse des erhöhten Potentials eine Substanz erzeugt werden, welche die genannten Wirkungen auslösen soll. Auch soll die Häufung der Epilepsieanfälle mit der Luftelektrizität zusammenhängen. Die Berechnungen von *Arrhenius* sind nicht unwidersprochen geblieben. So hat schon *Gallus* (114) bei einer Nachprüfung der Epilepsieanfallszeit die Folgerungen auf einen Zusammenhang mit der Luftelektrizität abgelehnt. Im Gegensatz dazu hat *Amman* (115) zeigen können, daß eine Periodizität der Anfallshäufigkeit der Epilepsie mit dem Mondwachstum vorhanden ist, was allerdings wieder zugunsten *Arrhenius'* sprechen würde, da ja mit den Phasen des Mondes auch die Werte für die Luftelektrizität auf- und abschwanken. Auch *Hellpach* (116) scheint geneigt, die besonderen Wirkungen des Föhnes und der Gewitter auf manche Individuen nach den Feststellungen von *Czermak* (117) über die Leitfähigkeit der Luft bei Föhnwetter auf solche Ursachen zurückzuführen.

Anhangsweise sei erwähnt, daß jene Leute, welche viel mit elektrischen Strömen zu tun haben oder vielfach in der Nähe solcher arbeiten, speziell die Telephonangestellten, oft eigenartige Krankheitsbilder zeigen, welche von manchen Autoren nicht allein als Erscheinungen von Nervosität aufgefaßt werden, sondern bei welchen auch eine elektrische Komponente im Spiele sein soll (118).

Zu diesen Betrachtungen gehört noch ein anderes interessantes biologisches Phänomen: die Mondpünktlichkeit des Palolowurmes. In den Korallenriffen der Südsee lebt ein Wurm, *Eunice viridis*, welcher sich dadurch fortpflanzt, daß bei beiden Geschlechtern sich die hintersten Segmente ihres Leibes zu kurzem selbständigem Dasein abwurden. Wiederholte Bromkaliumgaben machten eine größere elektrische Energie zur Herbeiführung des Anfalles nötig. (Zusatz bei der Korrektur.)

lösen, an die Meeresoberfläche ausschwärmen und die Keimzellen dort abstoßen, welche durch Verschmelzung neuen Individuen Leben geben. Die abgestoßenen Leibesteile werden von den Polynesiern »Palolo« genannt. Die Angabe der Eingeborenen, daß die Palolo nur zweimal des Jahres schwärmen, und zwar im Oktober und November, beide Male aber nur in der Nacht vor Vollendung des letzten Mondviertels, hat sich überraschenderweise bestätigt. Zwar sind immer Vor- und Nachzügler zu beobachten, aber die Hauptmasse der Würmer schwärmt immer mit astronomischer Exaktheit, und zwar auch unabhängig von der Witterung, speziell von der Bewölkung (120). Die atlantische Form dieses Wurmes, *Eunice furcata*, zeigt die gleichen Fortpflanzungserscheinungen, nur fällt dort die Schwärmzeit auf das Juniende oder auf den Julianfang. Auch bei dieser Form ist die Abhängigkeit vom Mondviertel eine ausgesprochene, wenn auch nicht mehr so exakt wie bei *Eunice viridis* (121). Die einzige Erklärung, welche heute dieses Phänomen halbwegs zu deuten gestattet — die Annahme einer Wirkung von Ebbe und Flut ist hinfällig, da die Würmer auch in abgeschlossenen Becken schwärmen, wohin der Wasserwechsel nicht dringt, ja nach einigen Angaben auch im Aquarium mondpünktlich schwärmen — ist die von Arrhenius (113), welcher auch hier wieder das einzige mit der Mondphase sich ändernde Moment, nämlich die Lufterlektrizität, heranzieht. Eine endgültige Entscheidung wird hier wohl nur das Experiment erbringen.

Standfuss (122) gibt an, daß nach heftigen Gewittern eine besonders günstige Zeit für die Schmetterlingssammler sei, da zu solchen Zeiten gerne extreme Variationen auftreten. Puppen, welche er daraufhin dem elektrischen Strom aussetzte, lieferten Falter mit Defektbildungen und verwaschenen Stellen.

Ein englischer Physiker Thorne-Baker (123) stellte mit Tieren, speziell mit jungen Hühnern, Elektrokulturversuche an. Seine Ergebnisse bezüglich des Wachstums sollen sehr günstige gewesen sein, wenn auch die Biologen seine Erklärung, daß der Erfolg durch eine beschleunigte Blutzirkulation und durch vermehrte Stoffzufuhr zu den Körperzellen bedingt sei, nicht so ohne weiteres annehmen werden.

Induzierte Elektrizität wurde zuerst von Roux (121) zur Feststellung eines etwaigen Einflusses auf die Zellteilung verwendet. Er füllte Frosch- und Kröteneier in eine Glasröhre und wickelte um dieselbe einen dicken überspannenen Kupferdraht, durch welchen der Strom zweier Bunsenelemente floß. Bei allen möglichen Lagen zeigte sich immer nur ein negatives Ergebnis. Dasselbe Resultat wurde erhalten, als ein Ei an einem Kokonfaden zwischen den Polen eines starken Elektromagneten aufgehängt wurde,

Windle hat in der bereits zitierten Arbeit ebenfalls über Versuche

mit Forelleneiern berichtet, welche er dem Einfluß eines großen Hufeisenmagneten aussetzte (103). Dieser war einfach über dem Gefäß, in welchem sich die Eier befanden, mit den Polen nach abwärts aufgehängt. Von den 300 Forelleneiern krochen bei den Kontrollen 150, bei den mit der Daniellbatterie behandelten 107 und bei den magnetisierten 13 aus. Die direkt elektrisierten und die magnetisierten sollen sehr bald abgestorben sein. Der Autor führt die Wirkung des Magneten auf elektrische Ströme zurück, welche dadurch entstanden sein sollen, daß das zufließende Wasser unter den Polen vorbeiging. Diese Annahme ist aber wohl nicht ernst zu nehmen. Andere Versuche des gleichen Autors mit Hühnereiern zeitigten kein besonderes Ergebnis. Ebenso Versuche mit Eiern des Seidenspinners, wie solche übrigens schon vorher von *Slater* angestellt wurden (125).

Maggiorani (126) berichtet bereits 1879 über Wirkungen des Hufeisenmagneten, welchen er unter bebrütete Hühner- und Taubeneier legte. Er konnte wiederholt Entwicklungshemmung, ja vielfach gänzliche Abtötung des Keimes feststellen. Versuche, welche von *Herrmann* (127) angestellt wurden, haben es aber wahrscheinlich gemacht, daß ein durch Gleichstrom erzeugtes magnetisches Feld keine wie immer geartete physiologische Wirkung hervorbringt.

Neuerdings hat *Benedicenti* (128) Eier von *Strongylocentrotus* im Gleichstromfeld untersucht. Die Eier befanden sich dabei in einem Glasschälchen, welches durch einen Deckel verschlossen war, der zur Verhinderung der Verdunstung einen Rand aus Paraffin trug. Der Magnet bestand aus vielen dicken Drähten, um jede Wärmebildung zu verhindern. Täglich wurde ein Teil des Meerwassers durch neues, gut gelüftetes ersetzt. Unter diesen Bedingungen konnte auch dieser Autor eine besondere Wirkung nicht wahrnehmen.

Müller (129) hat im Gegensatz zu diesen Autoren Wechselstrommagnete untersucht. Solche Magnete erzeugen bei allen Personen entoptische Lichterscheinungen, welche um so deutlicher wahrnehmbar werden, je heller der Versuchsraum ist, welche aber im Finstern ganz verschwinden. Solche Erscheinungen wurden auch von *Beer* (130) und *Frankenhäuser* (131) beschrieben. *Müller* will aber diese Erscheinung nicht etwa auf induzierte Ströme zurückführen, sondern glaubt in dieser Flimmererscheinung eine direkte Wirkung des magnetischen Feldes sehen zu dürfen. Er weist unter anderem darauf hin, daß dieses Phänomen nur bei Verwendung von sinusförmigen Strömen beobachtet werden kann, daß es aber nicht durch intermittierende Gleichströme von der gleichen Stärke und Frequenzzahl hervorgerufen werden kann. Bemerkenswert ist aber, daß die Flimmererscheinung sich beim Einschalten des wogenden Feldes einstellt, daß sie aber dann abnimmt und erst wieder erscheint, wenn der Strom unterbrochen wird oder

man sich dem Magneten nähert oder sich von ihm entfernt, kurz nur dann, wenn eine Änderung in der Intensität des Feldes stattfindet. Ähnliche Versuche hat übrigens in neuerer Zeit auch *Max Kahane* vorgeführt (132).

Ströme hoher Frequenz werden auch therapeutisch verwendet. Über ihre physiologische Wirksamkeit gibt *Schnee* (133) einen kurzen Überblick. Ströme, welche von den primären Spulen der Hochfrequenzapparate (sog. Quantitätsströme) abgeleitet werden, bewirken bei direkter Applikation eine Erhöhung des Stoffumsatzes, in dem eine vermehrte CO_2 -Ausscheidung durch Lunge und Haut sowie eine vermehrte Ausscheidung von Harnstoff und Harnsäure zustande kommt, andererseits eine Erniedrigung des Blutdruckes. Das Gleiche gilt auch für die Diathermie. Es zeigte sich aber, daß diese Erscheinungen keine direkten Wirkungen der Ströme sind, daß sie vielmehr erst sekundär durch die erzeugte Joulesche Wärme zustande kommen. Das Gleiche gilt wohl für die indirekte Anwendung und für die Autokonduktion. Auch bei der Kondensation ist die Wärmewirkung für den physiologischen Effekt verantwortlich zu machen.

In ebensolcher Weise wirken auch jene Spannungsströme, welche durch galvanische oder induktive Kuppelung erzeugt werden; da aber bei diesen noch stille elektrische Entladungen einerseits, direkte Funkenbildung andererseits mit im Spiele sind, so kommt noch die bakterizide Wirkung in Betracht, welche durch die Produkte bedingt sind, die die Entladungen in der Luft und in der Nähe des Patienten erzeugen: Ozon, salpetrige Säure und Salpetersäure.

Es sei hier auf eine außerordentlich interessante Sache nochmals verwiesen. *Pollaci* (160, 161, 162, 163) hat gezeigt, daß Pflanzen auch ohne Licht assimilieren können, wenn sie elektrisch beeinflusst werden. *Henrici* (165) hat in ähnlicher Weise beobachtet, daß Licht- und Ionenwirkung sich teilweise ersetzen können, so daß bei starker Ionisation Assimilation auch ohne Licht, oder bei ganz minimalen Intensitäten erfolgen kann. *Schanz* (166) weist nun auf die Tatsache hin, daß die Pigmente in starkem Maße die lichtelektrische Zerstreuung zeigen, das heißt, daß sie bei Belichtung Elektronen emittieren, und er führt auf diese Erscheinung einen Teil der Lichtwirkungen zurück, bzw. verwendet diese Erscheinung zur Erklärung des Schaktes. Daß Lichtwirkungen und Ionenwirkung Gemeinsames haben, geht wohl aus den zitierten botanischen Arbeiten hervor. Daß auch die Assimilation der Kohlensäure durch Chlorophyll in der Pflanze mit der Radiumwirkung des Kaliums zusammenhängt, geht aus Arbeiten von *Stoklasa* (167) hervor. *Schanz* hat auch gezeigt, daß die Wachstumshemmung durch ultraviolettes Licht besonders auf krautartige Pflanzen beschränkt scheint. Aus der hier mitgeteilten Literatur erschen wir aber auch, daß gerade bei diesen die Elektrokultur besonders wirksam ist.

Aber auch bei den tierischen Organismen spielt das Kalium als radioaktives Element ebenfalls eine Rolle und steht zu den Wirkungen des elektrischen Stromes in einem gewissen Antagonismus. Es ist dies durch die Arbeiten von *Zwaardemaker* und seiner Schule gezeigt worden (168). Ein Froschherz verliert seine Automatie, wenn das Kalium der Lösung entzogen wird. Die Automatie kehrt zurück durch Wiedergabe des Kaliums, durch Bestrahlung mit radioaktiven Präparaten, oder durch den elektrischen Strom. (Unterbrochene Gleichströme, Wechselströme, auch konstante Gleichströme und Diathermieströme.) Ein stillstehendes Herz gewinnt seine Automatie auch wieder durch Zugabe von radioaktiven Uransalzen. Ein solches Uranherz verliert seine Automatie durch Kaliumzufuhr, durch Bestrahlung und durch den elektrischen Strom.

Wenn wir die in den vorstehenden Literaturberichten mitgeteilten positiven Beobachtungen zusammenfassen, so ergibt sich folgendes:

Schwache Gleichströme hemmen die Plasmabewegung der Pflanzen [*Becquerel* (1), *Jürgensen* (2), *Brücke* (3), *Velten* (5)]. Die Zellbestandteile werden ungleich beeinflusst [*Velten* (5)]; Bakterienwachstum kann gefördert werden; stärkere Ströme hingegen hemmen diese in ihrem Wachstum und beeinträchtigen die Farbstoffbildung, wenn für die Entfernung der Elektrolysenprodukte Sorge getragen wird. Unter der Einwirkung dieser kommt es aber zu einer raschen Tötung, wobei der Effekt direkt proportional der durchgeführten Strommenge ist. Intensität und Zeit sind daher umgekehrt proportional (Hyperbelgesetz) [*Krüger* (9)]. Hefe wird durch den Strom in ihrer gärenden Wirkung geschwächt, wiederholt elektrisierte Hefekulturen zeigen aber konstant einen höheren N-Gehalt [*Möller* (10)]. Pflanzenwurzeln werden in ihrem Wachstum gehemmt und bald getötet. Sie krümmen sich so, daß der Strom ein aufsteigender wird, da in dieser Richtung der Widerstand der Pflanze ein größerer ist und daher die Stromstärke eine geringere wird [*Elving* (11), *Müller-Hettlingen* (16)]. Da das Chromatin der sich teilenden Wurzelzellen der Hyazinthen eine negative Ladung besitzt, so tritt eine Verschiebung der Teilungsfigur gegen den positiven Pol ein [*Pentimalli* (17, 19), *Clendon* (18)]. Elektrisierte Pflanzen entwickeln auch mehr Chlorophyll [*Homburger* (20)]. Sehr schwache Ströme sollen Keimung, Wachstum und Zuckergehalt bei Pflanzen begünstigen [*Marats* (21), *Ross* (24), *Blondeau* (25), *Tschinkel* (26), *Braune* (27), *Holdereiss* (28), *Dieterich* (34)]. Die Photosynthese wird gefördert [*Thouvenin* (159), *Pollacci* (160, 161, 162, 163), *Koltowski* (164)]. Auch bei tierischen Lebewesen sollen die Assimilationsvorgänge durch den elektrischen Strom gefördert werden [(98), *Legros* und *Onimus* (99)]. Tierische Eier werden im allgemeinen in ihrer Entwicklung etwas beschleunigt [*Rusconi* (100), *Lombardini* (101), *Fasola* (102)]. Andere Autoren beob-

achteten aber Schädigungen und Mißbildungen [Lombardini (101); Rossi (104)]; auch zeigte sich mitunter bei solchen Embryonen eine größere Sterblichkeit [Windle (103)]. Ferner gelangten Störungen in den Kernteilungen zur Beobachtung [Rossi (104)]; Mäuse, die mit dem Pol einer Leitung längere Zeit in Verbindung gebracht werden, sollen nur männliche Junge werfen [Alexander (122)].

Stärkere Ströme wirken schädigend, indem sie das Zellplasma zur Koagulation bringen [Jürgensen (2), Velten (5)]. Keimung von Samen wird durch sie gehemmt [Bruttini (29)]; ebenso werden die Wurzeln beeinträchtigt [Gassner (32)]. Zu starke elektrische Bestrahlung hat den gleichen Effekt (52, 54a).

Bei Pflanzen ist auch in einigen Fällen eine *Akklimatisierung* an den Strom beobachtet worden [Becquerel (1), Krüger (9)].

Die *Stromrichtung* erwies sich nur dort als *nicht gleichgültig*, wo eine Anisotropie der Leitfähigkeit nachgewiesen werden konnte [Kunkel (12)].

In einigen Fällen wurde eine *verschiedene Wirkung der Pole* festgestellt. So hemmt der $+$ Pol das Wachstum der Bakterien mehr als der $-$ Pol [Krüger (9)]; das gleiche gilt für die Wachstumshemmung von Pflanzenwurzeln [Elving (11), Gassner (32)]; Keimlinge, welche mit dem $+$ Pol einer Batterie verbunden sind, werden bei gewöhnlicher Aufladung oder bei Stromdurchleitung stets mehr geschädigt, als wenn sie mit dem $-$ Pol verbunden sind; diese Schädigung ist auch dann zu beobachten, wenn durch besondere Anordnungen mit dem $-$ Pol eine Förderung zu erzielen ist [Lesage (15)]. Bei Bestrahlungsversuchen wird hingegen stets das Gegenteil berichtet: Bestrahlung mit der $+$ Elektrizität soll immer günstiger wirken, während der $-$ Pol schadet [Koeslin (40), Berthelon (44, 45), Gardini (46)]. Einmal werden entgegengesetzte Angaben gemacht [Caromy (47)].

Der *Effekt der Beeinflussung hängt von Außenfaktoren* ab; Warmkulturen von Hefe wurden als widerstandsfähiger befunden [Möller (10)]; Bestrahlungen wirken um so günstiger, je feuchter die Luft ist und je besser der Boden berieselt wird. Die Erfolge der Elektrokulturen sind in England des feuchteren Klimas wegen bessere [Höstermann (72)].

Unterbrochene Ströme zeigen gegenüber nicht unterbrochenen oft eine *verschiedene Wirkung*. Konstanter Gleichstrom kann noch wirkungslos sein, wenn durch einige Unterbrechungen schon eine Reaktion erzielt werden kann [Kühne (4)]. Unterbrochene Anwendung der elektrischen Bestrahlung wirkt bei Pflanzen ausgesprochen besser als eine kontinuierliche Anwendung [Berthelon (44, 45), Gardini (46), Höstermann (72), Trnka (78)]. Andererseits kann durch besondere unterbrochene Ströme eine Hemmung gewisser Lebensvorgänge, eine Nar-kose, erzielt werden [Leduc (107)].

Auch Wechselstrom wirkt anders als Gleichstrom. Pflanzen schadet er weniger [Löwenherz (31)]; er schadet um so weniger, je öfter er seine Richtung wechselt [Gassner (32)]. Bei tierischen Organismen kann eine geringere Intensität ausreichen, um Hemmungsvorgänge zu erzielen [Bikeles und Zbyszewski (109)]. Bei Katzen kann mit solchen Strömen Epilepsie erzeugt werden, mit Gleichstrom nicht [Jellinek (110)]. Auch die Wirkung auf das Säugergehirn ist eine verschiedene [Fritsch und Hitzig (111)].

Induktionsströme wirken auf pflanzliche Organismen so, wie Batterieströme [Kühne (4)]. Der Öffnungsschlag wird wirksamer befunden [Velden (5)].

Durch Magnete oder durch Stromfelder in den Lebewesen oder in dem sie umgebenden Medium induzierte Ströme werden als nicht wirkend gefunden, wenn Gleichstromfelder angewendet werden [Reinke (93), Becquerel (1), Krüger (9), Friedenthal (95), Herrmann (127), Benedicenti (128)]. Gegenteilige Angaben liegen nur von Tolomei (94) und Spilker und Gottstein (8) vor. Hochfrequenzfelder hemmen das Bakterienwachstum [D'Arsonval et Charrin (96)]. Tierische Eier sollen durch Gleichstromfelder, bzw. durch ruhende Magnetfelder, gehemmt werden, es soll zu Mißbildungen und zu einer großen Sterblichkeit der ausgeschlüpften Tiere kommen [Windle (103), Maggiorani (126)]. Hochfrequente Wechselstromfelder rufen in menschlichen Augen flimmernde, entoptische Erscheinungen hervor [Müller (129), Beer (130), Frankenhäuser (131), Kahane (132)].

Elektrische Bestrahlung fördert das pflanzliche Wachstum [Maimbray (35), Nollet (36, 37), Jallabert (38), Rose, Menon (39), Koeslin (40), Treviranus (56), Fassili (48), D'Ormoy (49), Rozières und Bilsborow (51), Fichter (54), Celi (61), Chodat (68), Lemstroem (70), Logde und Newman (71), Höstermann (72), Kühn (73), Trnka (78), Britton (79)]. Zu starke Bestrahlung schädigt [Vannmarum (54a), Höstermann (72)]. Durch natürliche Entladungen kommt bei Koniferen die Gipfeldürre zustande [Zender und Tubeuf (69c)]. Bei Tieren soll Wachstumsförderung und oberflächliche Hyperämie auftreten [Thörne-Baker (123), Leclercle (119)].

Auch die atmosphärische Elektrizität scheint von nicht geringer biologischer Bedeutung. Abschirmung derselben ist den Pflanzen schädlich [Grandeau (41, 42), Aloï (67)], doch besitzen unter solchen Bedingungen gezogene mehr Mineralsubstanzen [Grandeau (42)]. Periodische Bewegungen der Pflanzen zeigen einen Zusammenhang mit der Luftelektrizität [Stoppel (82—87)]. Die Intensität der Pflanzenatmung steigt mit der Ionisation [Stoppel (87)]. Alpenpflanzen assimilieren mehr in ionisierter Luft, Ebenenpflanzen hingegen weniger. Dabei ist auch die Lichtintensität von Einfluß auf das Ausmaß dieser Erscheinung [Henrici 165]. Radiumemanation und elektrischer Strom

können in ähnlicher Weise wirken [Knight und Priestley (89), Benzur und Fuchs (90), Falta und Schwarz (91), Zwaardemaker (168)]. Eine den Änderungen der atmosphärischen Elektrizität parallel gehende Änderung der Atmungsintensität hat Spoehr (88) festgestellt; Cholera nimmt bei sinkenden elektrischen Potentialen zu. [Quetelet (112)]. Die Föhnwirkung auf gewisse Menschen soll in der dabei erhöhten Leitfähigkeit der Atmosphäre begründet sein [Hellpach (116)]. Nach Gewitterentladungen treten besonders häufig Aberrationen bei Schmetterlingen auf; Puppen, welche hohen Spannungen ausgesetzt werden, liefern Falter mit Defektbildungen und verwaschenen Stellen [Standfuss (122)].

Die beobachteten Wirkungen sind oft indirekter Natur. Antibakterielle Wirkungen bei hohen Spannungen können durch Zersetzungsprodukte der in der Luft enthaltenen Gase bedingt sein: Ozon, salpetrige Säure, Salpetersäure [Lesage (6)]. Oder es kann ein Aufschluß der Bodenbestandteile erfolgen, so daß diese für die Pflanzen leichter verwertbar sind [Lesage (15), Leed (30)]. Es können aber durch Elektroendosmose direkt Salze in den Organismus eingeführt werden [Wolf und Frey, Bandl (132)]. Die Stromwärme kann ebenfalls als Fehlerquelle in Frage kommen [Löwenherz (31), Lesage (6, 15)]. Auch die Hochfrequenztherapie in ihren verschiedenen Anwendungsformen beruht wohl auf der Durchwärmung [Schnee (133)]. Durch Erhöhung der Transpiration kann ein erhöhter Salzstoffwechsel in der Pflanze zustande kommen [Nollet (36, 37), Gassner (32), Dieterich (34)].

Die einzelnen Lebewesen zeigen gegenüber dem Strom eine verschiedene Empfindlichkeit. Hefe ist widerstandsfähiger als die Milchsäurebakterien [Möller (10)]. Junge Pflanzen sind im allgemeinen empfindlicher [Gassner (32)]. Elektrische Bestrahlung wirkt bei Gras ungünstig, während bei Rüben Förderung nachzuweisen war; überhaupt scheinen krautartige Gewächse für Bestrahlungen besser geeignet zu sein [Kühn (73)]. Tiere sind im allgemeinen empfindlicher als Pflanzen; so können durch Wechselstrom Engerlinge im Boden mit Stromstärken getötet werden, welche die Pflanzen durchaus nicht schädigen [Gassner (32)]. Elektrisierter Kohl bleibt von Raupen verschont [Versuche in Chester (80)].

Elektrizität kann endlich auch als auslösender Faktor wirken; die Zellteilungsvorgänge in der Wurzel von *Pisum sativum* werden durch einen autonomen Faktor reguliert; dieser kann durch den elektrischen Strom eliminiert werden [Stalfelt (14)]. Die Periodik der Menstruation, des menschlichen Weibes, die Epilepsieanfälle sowie das Schwärmen der Geschlechtsformen des atlantischen Palolowurmes sollen durch luftelektrische Einflüsse ausgelöst werden [Arrhenius (113), Amman (115)].

II. Physikalische Vorbemerkungen.

Den in der vorstehenden Zusammenfassung wiedergegebenen Literaturangaben stehen eine Reihe negativer Beobachtungen gegenüber. Außerdem ist in allen Fällen der Wirkungsmechanismus des elektrischen Stromes durchaus nicht klar. Es kann aber der Frage nach der biologischen Wirksamkeit des elektrischen Stromes eine gewisse Bedeutung nicht abgesprochen werden, wie ja auch aus den Perspektiven hervorgeht, die sich beim Studium der bisherigen Arbeiten ergeben. Es soll daher in einer größeren Arbeitenreihe die Frage, wie Tier und Pflanze sich bei langdauernder elektrischer Beeinflussung verhalten, einer gründlicher Bearbeitung unterzogen werden.

Bei solchen Versuchen kommt es zunächst darauf an, alle Nebenwirkungen des elektrischen Stromes zu vermeiden, so daß das Resultat des Versuches als eine *direkte Wirkung erscheint*. Unter einer solchen sollen hier alle Änderungen im Organismus verstanden werden, welche nicht durch Änderungen des Mediums durch den elektrischen Strom bedingt sind. Als solche *indirekte* Wirkungen durch Veränderungen im Medium, das die Lebewesen umgibt, kommen in erster Linie die Wärme, dann chemische Zersetzungen, bzw. Wirkungen der Elektrolysenprodukte, sowie Bildung giftiger Gase wie Ozon, salpetrige Säure und Salpetersäure in Betracht.

Um solche Nebenwirkungen auszuschalten, konnten für die vorläufigen Versuchsreihen nur solche tierische und pflanzliche Lebewesen Verwendung finden, welche in fließendem Wasser leben. Fließendes Wasser gestattet bei genügender Strömungsgeschwindigkeit einerseits eine Erwärmung des Versuchsgefäßes zu vermeiden, anderseits werden bei dieser Versuchsanordnung alle Elektrolysenprodukte sehr rasch entfernt. Es werden später auch besondere Kontrollversuche beschrieben werden, bei denen eine Wirkung der Zersetzungsprodukte mit Sicherheit vermieden werden konnte. In fließendem Wasser kommt wohl auch die Bildung der genannten gasförmigen Substanzen nicht in Betracht, oder sie werden wie die Produkte der Elektrolyse sehr rasch entfernt¹⁾.

Wenn wir einem Versuchsgefäß den elektrischen Strom durch eingesenkte Elektroden zuführen, so breiten sich die Stromlinien in der

¹⁾ Daß unter Umständen sich in Kulturen doch solche Gase bilden, geht aus den Beobachtungen von Knörrich an Daphnien hervor (117), der zeigen konnte, daß Tiere, welche nicht in Kulturen mit reicher Algenvegetation leben, während heftiger Gewitter eingehen. Diese Schädigung wird durch Sauerstoffmangel im Wasser verursacht, aber dieser tritt bei Gewitter sehr leicht ein, weil infolge der hohen elektrischen Spannung in der Luft Sauerstoff zur Bildung von Nitriten und Wasserstoffsuperoxyd verbraucht wird, ein Vorgang, der sich sonst nicht abspielt.

Flüssigkeit dem *Querschnitt entsprechend* aus. Um die Stromlinien gleichmäßig zu verteilen und bewegliche Lebewesen stets in einem gleichartigen Feld aufzuziehen oder unbewegliche Objekte (z. B. Eier) in mehreren Exemplaren nebeneinander unter gleichen Bedingungen zu lagern, soll der Querschnitt des Gefäßes in verschiedener Entfernung von den Elektroden annähernd gleich sein und die Stromzufuhr durch Platten erfolgen, welche die Querwände des Versuchsgefäßes ganz ausfüllen. So wurden deshalb bei der Versuchsreihe I Glaswannen mit parallelen Wänden verwendet, bei der Reihe II runde Glasschalen, welche aber nur in ihren mittleren Teilen benützt wurden. Nähere Angaben über die Apparatur werden später gemacht werden.

Die den Querschnitt unseres Versuchsgefäßes durchfließende Strommenge kann leicht an einem in den Kreis eingeschalteten Milliampèremeter abgelesen werden. Wir nennen diesen Wert *relative* Stromstärke, weil er ja vom Querschnitt des Versuchsgefäßes abhängig ist. Dividieren wir diesen Wert durch den Querschnitt, so erhalten wir das, was in der Literatur als *absolute* Stromstärke bezeichnet wird. Wir werden diesen Wert wohl besser als *Stromdichte* bezeichnen. Wenn wir bei einer Versuchsanordnung die *Stromdichte* angeben, dann sind wir von der jeweiligen Versuchsanordnung *unabhängig* und wir können auch die unter den verschiedensten Bedingungen erhaltenen Resultate miteinander vergleichen.

Die Stromdichte ist dasjenige, was den Biologen am meisten interessiert. *Hermann* und *Matthias* haben daher vorgeschlagen, für die Stromdichte ein einheitliches Maß zu benützen (157). Die Autoren schlagen in der zitierten Arbeit vor, 1 Ampère pro qmm mit *A* zu bezeichnen. Diese Einheit ist aber für den Physiologen viel zu groß. Daher sollte der millionste Teil eines Ampère, ein Megampère, oder $\frac{1}{1000}$ Milliampère pro qmm von ihm als Einheit benützt und mit *d* bezeichnet werden. Nachdem *Poggendorf* ein hervorragender Anteil an der Aufstellung des Begriffes der Stromdichte zukommt, schlägt *Hermann* vor, diese Einheit nach ihm 1 Poggendorf zu bezeichnen. In den folgenden Protokollangaben werde ich mich stets an die sehr praktische und zweckmäßige Einheit halten.

Leider sind, wie schon eingangs bemerkt, nur sehr wenige Arbeiten mit Angaben über die Stromstärke versehen und selbst dort, wo solche vorkommen, sind keine Querschnittsangaben gemacht, so daß man über die Stromdichte bei den einzelnen Versuchen sich gar keine Vorstellung machen kann; denn für die Beurteilung, wieviel Strom eigentlich in den Körper des Lebewesens eingedrungen ist, kommt nur die Dichte in Betracht.

Man darf aber nicht glauben, daß die *Stromdichte* im *Lebewesen* selbst etwa der Dichte in dem umgebenden Medium gleich zu setzen

wäre. Dies würde nur dann der Fall sein, wenn beide, Medium und Lebewesen, den gleichen Widerstand, oder was dasselbe ist, dieselbe Leitfähigkeit aufweisen würden. Dies ist aber naturgemäß nur sehr selten der Fall. Bekanntlich sind ja die Zellsäfte und die interzellularen Flüssigkeiten relativ gute Elektrizitätsleiter. Da ja die Elektrisierung der Organismen meistens in Leitungs- oder Tümpelwasser vorgenommen wird — bei den später zu beschreibenden Versuchen *nur* in Leitungswasser —, welche eine geringere Leitfähigkeit aufweisen, so liegt hier der Fall vor, daß in einem schlechter leitenden Medium gute Leiter eingebettet sind.

Im Sinne des *Kirchhofschen* Gesetzes tritt in einem Konglomerat von Körpern mit verschiedener Leitfähigkeit eine derartige Verteilung der Stromlinien ein, daß sie sich im guten Leiter zusammendrängen, während sie im schlechten Leiter nur spärlich nachzuweisen sind. In unserem Falle, wo die Durchströmung in Leitungswasser stattfindet, wird die Stromdichte in den Lebewesen größer sein als sie der Berechnung nach der Querschnittseinheit entsprechen würde. Um wieviel sie größer sein wird, kann zunächst nicht so ohne weiteres angegeben werden, da wir die Leitfähigkeit der Lebewesen selbst nicht kennen. Es genügt ja nicht, die Leitfähigkeit ihrer flüssigen Bestandteile zu kennen, da an den Zellmembranen Polarisierungen auftreten und durch die Semipermeabilität der Membran der Ionendurchtritt in der einen Richtung stattfindet, während er in der anderen gehemmt ist. Genauere Mitteilungen über die Vorgänge in den durchströmten Zellen sollen erst in einer zweiten Mitteilung gemacht werden, wenn die inzwischen angestellten Versuche zu Ende geführt sind. Für die Beurteilung dieser Vorgänge sind auch die Beobachtungen am Forellenei von großem Wert, welche in den späteren Abschnitten berichtet werden.

Ein *Bild* des Verlaufs der Stromfäden im elektrischen Felde gibt *Roux' Versuch* mit Eiern von *Rana* III, Ges. Abh. II, Tafel X, S. 550. Siehe auch (124b).

Einen deutlichen Beweis für die Art der Verteilung der Stromlinien in den durchströmten Lebewesen können Versuche über die Galvanotaxis von *Paramaccium* geben, wenn die Tiere einmal in iso-, dann in hypo- und hypertonischer Lösung dem Strom ausgesetzt werden. Bestimmt man z. B. die Stromstärke, welche in isotonischer Lösung ausreicht, gerade noch eine galvanotaktische Reaktion hervorzurufen, so zeigt sich, daß der Galvanometerausschlag erheblich vergrößert werden muß, wenn die Tiere in einer hypertonischen NaCl-Lösung untersucht werden. Denn die praktisch so gut wie völlig dissoziierte Kochsalzlösung hat dann eine größere Leitfähigkeit, somit werden die Stromlinien im *Paramaccium* weniger dicht und es muß daher die gesamte Stromstärke vergrößert werden, um nun dieselbe Strommenge in das

Tier hinein zu bringen. Umgekehrt tritt in hypotonischen Lösungen, welche eine kleinere Leitfähigkeit aufweisen, die galvanotaktische Orientierung früher ein. Ganz ähnliche Beobachtungen sind auch beim Galvanotropismus der Pflanzenwurzeln gemacht worden. Daß die Empfindlichkeit des Tieres sich nach der Konzentration des Mediums richtet, ist wohl wenig wahrscheinlich.

III. Versuchsreihe 1. (Pfrillen.)

Die Versuche wurden in der biologischen Station am Lunzer See ausgeführt¹⁾. Als Behälter für die Tiere dienten rechteckige Glaswannen, deren Boden mit Sand und kleineren Steinen bedeckt wurde. Die Wannen waren in der einen Serie mit Drahtnetzen, in der anderen mit Glasplatten zugedeckt. In einer Serie kam Durchlüftung, in den anderen Durchströmung zur Anwendung, wobei im letzteren Falle das Wasser ein Kiesfilter zu passieren hatte, bevor es in die Wannen gelangte. Als Elektroden dienten ungebrauchte Platten aus Retortenkohle, welche vor der Benützung einige Tage in verdünnte Salpetersäure gelegt und dann längere Zeit in fließendem Wasser gewaschen wurden.

Die Versuche wurden im Aquarienraum der biologischen Station angestellt. Bei der ersten Versuchsserie mußte der Übelstand mit in Kauf genommen werden, daß die Lichtintensität nicht in allen Wannen die gleiche war. Bei den weiteren Versuchen konnte dies durch eine stufenartige Aufstellung der Wannen gegenüber einem Fenster vermieden werden. Die Temperatur war anfangs 15° in den Wannen, sank aber im Laufe der Versuchszeit auf 11° herab. Starke Temperaturschwankungen sind nicht vorgekommen²⁾. Außer den Fischen befanden sich noch *Elodea*-Sprosse in den Wannen. Über die Beobachtungen an ihnen wird in einer späteren Versuchsreihe berichtet werden.

Die Versuche wurden während der Monate August und September durchgeführt. Die Pfrillen (*Phoxinus laevis*) entstammten dem Lunzer Untersee, kamen nach dem Fang zuerst in ein Betonbecken, um die durch den starken Temperaturabfall (See 20–22° gegen 12° in den Versuchsgläsern) geschädigten Tiere absterben zu lassen. Gefüttert wurden die Tiere mit täglich frisch gefangenem Plankton. Die Registrierung

¹⁾ Die Akademie der Wissenschaften in Wien unterstützte die Arbeiten durch eine Subvention, wofür ihr an dieser Stelle geziemend Dank gesagt sei. Auch dem Leiter der biologischen Station, Herrn Dr. F. Ruttner, bin ich für sein Entgegenkommen und das Interesse, das er den Versuchen entgegenbrachte, zu großem Dank verpflichtet. Ebenso dem Laboranten Herrn K. Herrmann, welcher in meiner Abwesenheit die technische Kontrolle in einer äußerst exakten Weise durchführte.

²⁾ Darauf wurde besonders geachtet, weil ich in einer früheren Arbeit mit Kolmer (134) festgestellt hatte, daß mit den Schwankungen der Temperatur ein Sterben der Versuchstiere (Kaulquappen) Hand in Hand ging.

einer eventuellen Beeinflussung erfolgte durch Feststellung der Wachstumsgröße. Die Tiere wurden so gemessen, daß sie einzeln herausgefangen und in ein Uhrschildchen gelegt wurden, das mit einem Glasplättchen zugedeckt war. Unter dem Uhrschildchen lag der Maßstab. Die Versuchstiere waren in ihrer Größe nicht gleich, diese schwankte zwischen 16 und 60 mm. Es wurden daher alle Tiere in Abständen von 8–14 Tagen gemessen und die Mittelwerte miteinander verglichen. Während der Fütterung wurde der Strom für eine Stunde ausgeschaltet.

Es wurden folgende Gläser aufgestellt:

1. Kontrollen.

2. Galvanischer Gleichstrom eines Leclanchéelementes, gemessene Spannung 1,1 Volt, Stromstärke 0,3 M. A. Daraus berechnet sich eine absolute Stromintensität von $0,00002 \text{ M. A./qmm} = 0,02 \delta$.

3. Galvanischer Gleichstrom, 2 Leclanchéelemente, 2,2 Volt, 1 M. A.¹⁾ berechnete absolute Stromintensität, $0,000066 \text{ M. A./qmm} = 0,066 \delta$.

4. Faradischer Strom eines *Du Bois-Reymondschen* Schlitteninduktatoriums, Rollenabstand 10 cm.

Später wurden noch andere Serien aufgestellt, bei denen unterbrochener galvanischer Strom sowie ein aus der Lichtleitung abgezwigter Gleichstrom, der von der Zentrale aus zeitweise ein Maschinenstrom mit Schwankungen, zeitweise aber auch ein Akkumulatorenstrom (während des Tages) war, zur Anwendung gelangte.

Ergebnisse:

Die in den gleichen Becken wie die Versuchstiere befindlichen Sprossen mit Endknospen von *Elodea canadensis* zeigten während der Versuchszeit eine deutliche Beeinflussung. Bei den Pfrillen war dies hingegen nicht der Fall. *Es ließ sich in den elektrisch behandelten Wannen ein Unterschied gegenüber den Kontrollen nicht nachweisen.* In jenen waren die Tiere nur etwas lebhafter und zwar bei den stärksten Strömen am lebhaftesten; auch sammelten sie sich vor der + Elektrode an, worauf wir in einem späteren Abschnitt noch zurückkommen werden.

IV. Versuchsreihe 2. Forelleneier.*

Methodik. Die Forelleneier wurden in fließendem Wasser gezogen. Als Behälter dienten runde Glasschalen mit umgebogenem, abgeschliffenen Rand. Ihr Durchmesser betrug 12 cm, ihre Höhe etwa 8 cm. Das Wasser stand in ihnen 8 cm hoch. Um das Niveau konstant zu

¹⁾ In dieser Wanne war der Elektrodenabstand kleiner, so daß bei der doppelten Spannung nicht, wie zu erwarten, die doppelte Stromstärke, sondern die dreifache durchging.

halten, mußte eine Vorrichtung verwendet werden, die jedes Überfließen bzw. Versagen unmöglich macht; die gewöhnlichen Aquarienheber mit ihren vielen Tücken mußten daher schon von vornherein ausgeschlossen werden. Ich griff zu einem sehr einfachen Mittel; ich ließ die Gläser in einer Höhe von 6 cm über dem Boden anbohren, steckte in das runde Loch einen Kork, der selbst durchbohrt war, und ein Glasröhrchen durchtreten ließ, welches außen unter 90° nach unten umbog. Durch dieses Röhrchen

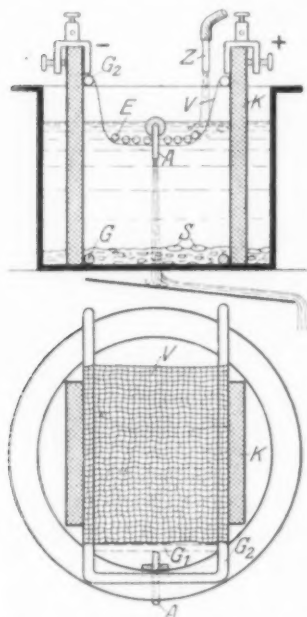


Abb. 1. Schema eines Versuchsglases in Grund- und Aufriß.

K Kohlenelektroden, A Abfluß, Z Zufluß, S Sand, den Boden bedeckend, G₁ U-förmiger Glasstab, in Sand vergraben, G₂ U-förmiger Glasstab, auf dem Rand des Gefäßes liegend, zugleich Träger für den streifen Verbandstoff V, E Forelleneier.

konnte stets diejenige Wassermenge abfließen, die sich über dem gewünschten Wasserspiegel von 6 cm angesammelt hatte. Der Boden dieser Gefäße war 1/2 cm mit Sand bedeckt. In diese Gefäße wurden nun die Elektroden eingestellt. Eine Skizze der Anordnung in einem solchen Versuchsglas gibt die bestehende Abb. 1.

Als Elektroden dienten Platten aus Retortenkohle 70 × 150 × 5 mm, welche von einer Fabrik als rein bezogen wurden; trotzdem wurden sie einige Tage in verdünnte Salpetersäure gelegt, um alle Metallspuren zu entfernen, welche etwa durch oligodynamische Wirkungen die Versuchsergebnisse hätte verschleiern können. Speziell Eisen kommt in solchen Platten vor. Sodann wurden sie mehrere Tage in fließendem Wasser gewaschen. Um die Platten am Umfallen in den runden Schalen zu verhindern, wurden zunächst die unteren Enden der Kohlen durch einen in den Sand eingegrabenen U-förmig gebogenen Glasstab auseinander gedrängt; ein ebensolcher Glasstab wurde

aber auch zwischen die oberen Enden gelegt, wobei dieser naturgemäß so lang sein mußte, daß er über die Ränder des Gefäßes ein wenig hinausragte. Die Stromzuführung erfolgte durch Zinkklemmen, welche oben an den Kohleplatten angeschraubt waren. Zink ist ja bekanntlich eines der Metalle, welche in der Aquariumtechnik ohne besondere Gefahr verwendet werden dürfen.

Das Wasser wurde der städtischen Leitung entnommen. Dieses gelangte aber aus dem Hahn nicht direkt in die Versuchsgefäße, sondern hatte erst eine hoch über den Gefäßen aufgehängte Vorschalt-

flasche zu passieren, die unten einen Tubus besaß. Von diesem führte eine Schlauchleitung zu einer Anordnung von T-Stücken und Quetschhähnen, mit welchen die Verteilung des Wassers auf die 10 Versuchsgläser erfolgte. Die Vorschaltflasche hatte verschiedene Aufgaben: sie sollte Druckschwankungen bei größerer Belastung der Hausleitung durch andere Versuche kompensieren, sollte aber auch dem Wasser Gelegenheit geben, gelöste Gase zu entbinden, welche sich erfahrungsgemäß immer in Form kleiner Bläschen in den Verteilungsröhren abscheiden, wenn die Zimmertemperatur wesentlich über der Wassertemperatur liegt. Solche Bläschen verstopfen gern die spitz ausgezogenen Enden der Zuleitungsröhrchen oder unterbrechen die Kontinuität des Wasserfadens und verursachen es oft, daß an einigen Enden der Lei-

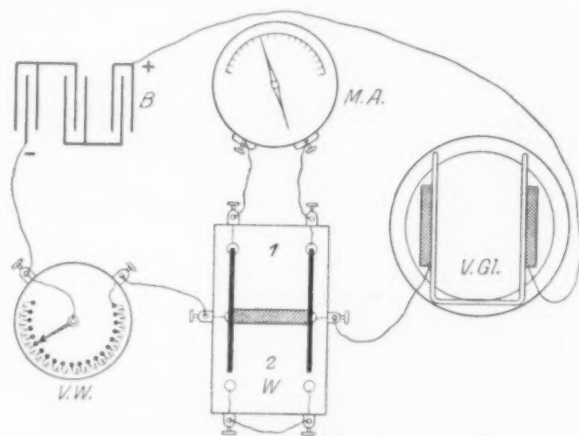


Abb. 2. Schaltungschema zu einem Versuchsgefäß.

B Batterie, M.A. Milliamperemeter, V.G. Versuchsglas, V.W. Vorschaltwiderstand, W Wippe.

tung Luft eingesaugt wird, statt daß Wasser abfließt. In der Minute flossen den Gefäßen je 80—100 ccm Wasser zu; wenn wir im Mittel den Inhalt eines solchen Gefäßes mit 650—700 ccm berechnen, so können wir sagen, daß der ganze Inhalt in etwa 6—8 Minuten vollständig erneuert ist. Der Wasserwechsel ist ein völlig ausreichender.

Die Schaltung zu einem Versuchsglas war folgende: der Strom wurde von der Batterie zu einem Vorschaltwiderstand mit mehreren tausend Ohm, sodann zu einer Pohlschen Wippe und von dieser in das Versuchsgefäß geleitet. Die Wippe konnte den Strom direkt in dasselbe gelangen lassen, wenn zwischen den mittleren Klemmschrauben (Achse der Wippe) und der in Abb. 2 mit 2 bezeichneten Seite ein Kontakt hergestellt war. Wurde jedoch die Wippe so umgelegt, wie es in Abb. 2 tatsächlich gezeichnet ist, d. h. daß zwischen der Achse und der oberen, mit 1 bezeichneten Seite eine Verbindung hergestellt

war, so mußte der Strom noch ein Meßinstrument passieren. Diese Anordnung wurde getroffen, um das Instrument nicht dauernd mit Strom zu belasten, sodann aber auch, um mit einem, eventuell zwei Meßinstrumenten für die 10 Versuchsgläser auszukommen, da man ja einfach der Reihe nach jedes der Gefäße bei der Stromkontrolle mit dem Instrument verbinden kann.

Zur Strommessung wurde für den Meßbereich bis 2 M.A. die Edelmannsche Bussole verwendet. Für Ströme bis zu 60 M.A. diente ein kleines Dosenmilliampèremeter, das nach einem Präzisionsinstrument von *Hartmann und Braun* geeicht wurde. Die Stromstärke, welche das Meßinstrument anzeigt, wenn es durch Umlegen der Wippe in den Kreis eingeschaltet wird, entspricht in Wirklichkeit nicht der Stromstärke, welche herrscht, wenn das Meßinstrument nicht eingeschaltet ist; denn die Einschaltung desselben bedeutet ja eine Vergrößerung des Widerstandes und somit eine Verkleinerung der Intensität. Wenn wir aber in Betracht ziehen, daß der Widerstand des Kreises etwa 2000—4000 Ohm beträgt, der Widerstand eines solchen Instrumentes aber nur einige hundert Ohm, so ist die Widerstandsvermehrung so klein, daß man praktisch die abgelesenen Stromstärken ohne weiteres mit denen identifizieren kann, welche in dem Kreis auch zur übrigen Zeit herrschen. Diese *relative* Stromstärke kann dann in die *absolute* (Stromdichte!) umgerechnet werden, wenn wir den Querschnitt des Gefäßes kennen.

Die räumliche Anordnung der Apparatur war folgende: Neben die Wasserleitung meines Arbeitsraumes wurde ein Tisch gestellt, welcher etwas höher war, als der Rand des Abflußbeckens der Wasserleitung. Auf diesen Tisch kam eine Tasse aus Zinkblech mit einem 5 cm hohen Rand, und zwar in etwas schiefer Lage, derart, daß die vordere rechte Ecke die tiefste, die linke hintere Ecke die höchste war. Die Differenzen betrugen etwa 5 cm. In der tiefsten Ecke war ein Abflußrohr angelötet, von welchem ein Schlauch in das Becken der Wasserleitung führte. Auf dieser Tasse wurden nun zwei Stufen aus starken Brettern aufgebaut, die hintere um 15 cm höher als die vordere; auf jeder Stufe fanden 5 Versuchsgläser nebeneinander Platz. Über den Gläsern wurden die Wasserzuleitungsröhrchen an Drähten ausgespannt. Die ganze Versuchsanordnung befand sich gegenüber einem Fenster, das auf eine Terrasse ging, und durch die stufenförmige Anordnung bekamen alle Gläser gleiches Licht.

Das Wasser, welches aus den Gläsern abfloß, tropfte direkt aus den Abflußröhrchen in die Zinktasse und gelangte von dort in die Wasserleitung zurück. Die früher beschriebene Anordnung zur Verteilung des Wassers samt der Vorschaltflasche war an der Wand hinter dem Tisch befestigt. Die Temperatur war während der Versuchszeit ziemlich konstant; die niedrigsten Werte waren 5—8°, die

höchsten 9,5—10°. Die Schwankungen zwischen diesen »Extremen« erfolgten aber nicht etwa plötzlich, sondern verteilten sich auf einen Zeitraum von mehreren Tagen. Die Schaltungsanlage befand sich auf einem Nebentisch und die Drähte wurden an der Wand zu den Gläsern geleitet. Eine Übersicht über die Versuchsanordnung gibt die Photographie Abb. 3.

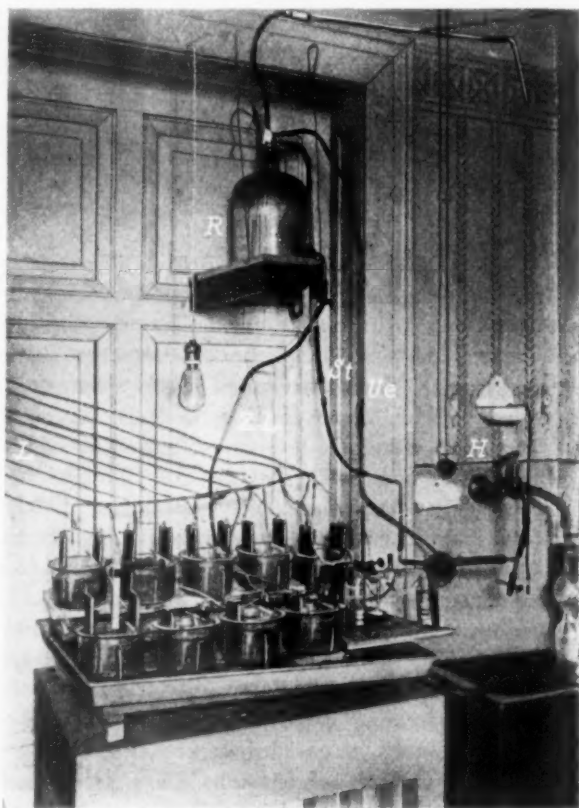


Abb. 3. Versuchsanordnung der Reihe 2.

H Wasserhahn, *U* Überlauf, *A* Abfluß, *St* Steigrohr zum Reservoir *R*, *Z.L.* Zuleitung zu den Versuchsgläsern, *L* Stromzuleitungen.

Es wurden 10 Versuchsgläser aufgestellt. Nr. 1 diente als Kontrolle, Nr. 2—5 wurde mit konstantem Gleichstrom behandelt, der durch Batterien von Leclanché oder Daniell-Elementen sowie durch Akkumulatorenzellen erzeugt wurde; je nachdem, welche der Batterien erschöpft war, erfolgte eine Umschaltung auf eine andere Gruppe. Auf diese Weise konnte der Strom während der ganzen 2 Monate

dauernden Untersuchung *ziemlich konstant* gehalten werden. Die Gläser Nr. 6—10 wurden hingegen mit Abzweigungen des Gleichstromes beschickt, welcher vom städtischen Elektrizitätswerk dem Institut geliefert wurde. Dieser ist ein Gleichstrom mit 774 Schwingungen pro sec¹⁾. Nachdem die Gläser Nr. 5, 6 und 10 bald ausgestorben waren, wurden in diesen die später zu beschreibenden Versuche über letal wirkende Intensitäten gemacht.

Im einzelnen ist zu den Gläsern folgendes zu bemerken:

Nr. 1 Kontrollen, Versuchsanordnung wie in den anderen Gläsern, ohne Strom.

Nr. 2	Batteriestrom	0,028 δ	Nr. 6	Batteriestrom	0,98 δ
Nr. 3	»	0,14 δ	Nr. 7	Maschinenstrom	0,028 δ
Nr. 4	»	0,28 δ	Nr. 8	»	0,14 δ
Nr. 5	»	0,616 δ	Nr. 9	»	0,49 δ

Nr. 10 Maschinenstrom 0,98 δ.

Die Versuchsanordnung wurde täglich mindestens einmal inspiziert. Dabei wurde die Temperatur registriert, die Stromstärke geprüft, und wenn dieselbe durch Sinken der Spannung seitens der Batterie etwas geringer geworden war, durch teilweises Ausschalten des Vorschaltwiderstandes, der in Abb. 2 mit *V.W.* bezeichnet worden ist, wieder auf die alte Höhe gebracht. Konnte die Stromstärke durch Verkleinern des Widerstandes nicht mehr auf die alte Höhe gebracht werden, so erfolgte die Einschaltung einer neuen Batterie. Ebenso wurden täglich die toten Eier entfernt, welche sich von den gesunden dadurch kennzeichnen, daß sie opak werden. Die an die Elektroden angelegte Spannung betrug etwa 1—6 Volt.

Bei der Unterbringung der Forelleneier in diesen Gläsern mußten drei Forderungen erfüllt werden: leichte Zugänglichkeit für die Stromlinien, allseitiges Umspültwerden durch das frische Wasser, endlich möglichst geringe Entfernung von der Oberfläche, um eine genügende Versorgung mit Sauerstoff zu gewährleisten. Um diese Forderungen zu erfüllen, wurden die Eier auf folgende Weise untergebracht. Zwischen den beiden Ästen desjenigen U-förmigen Glasstabes, welcher

¹⁾ Bei Einschaltung eines Telefons in die Leitung hört man einen singenden Ton, etwa Violin-E. Das große Saitengalvanometer von Edelmann gab keine Stromkurve der Schwankungen. Die Direktion der Wiener städtischen Elektrizitätswerke teilte mir über den verwendeten Strom folgendes mit: »Die von Ihnen wahrgenommenen feinen Schwingungen rühren wahrscheinlich von den Ankernuten der Gleichstromgeneratoren in der Unterstation Alsergrund her. Am Ankerumfang dieser Generatoren befinden sich 258 Nuten in gleichen Abständen. Die Drehzahl des Ankers beträgt 180 Umläufe per min oder 3 per sec, es gehen also unter dem Rande eines Polschuhes in der Sekunde $258 \times 3 = 774$ Nuten vorbei.«

über den Gefäßbrand gelegt wurde und die Aufgabe hatte, ein Zusammenfallen der oberen Enden der Elektroden zu verhindern, wurde ein Stückchen 8 cm breiter Verbandstoff mit groben Maschen derart befestigt, daß es in leichtem Bogen nach unten hing und 1 cm unter die Wasseroberfläche zu liegen kam. In Abb. 1 ist *V* der Verbandstoff, welcher von der einen Seite des U-förmigen Stabes *G*₂ zur anderen hinüberzieht. Auf ihm lagen die Eier *E*. Alle Eier lagen in einer Schicht nebeneinander. Unter diesen Umständen wurden mit der Aufzucht der Forellenbrut glänzende Resultate erzielt; nicht ein Ei ist an anderen Ursachen als an der Schädigung durch den Strom zugrunde gegangen und alle Eier haben mit Ausnahme der unbefruchteten Embryonen geliefert. Dies soll besonders betont werden, weil eine Reihe von Biologen, mit denen ich sprach, mir von schlechten Erfahrungen bei der Aufzucht von Forellen berichteten und auch meinen Eiern eine reichliche Verpilzung voraussagten. Die hier beschriebene Methodik könnte daher unter Weglassung der Kohleelektroden ohne weiteres zur Zucht von Forelleneiern im Laboratorium verwendet werden.

Bemerkungen über das Material. Die Laichzeit der Forellen fällt in die Monate November, Dezember und Januar bis März. In der Natur werden die Eier eines Weibchens in mehreren Portionen abgelegt, welche von verschiedenen Männchen befruchtet werden. Das Weibchen bedeckt die Eier stets mit einer etwa 2 cm hohen Schicht Kies. Die Temperatur, bei der die Entwicklung sich vollzieht, bedingt auch die Entwicklungszeit. Im Freien herrschen wohl nicht mehr als 3—4° und die Tiere schlüpfen dabei nicht vor dem 72. Tag nach der Befruchtung aus. Wenn die Temperatur, wie etwa im Laboratorium, erhöht ist, so kann eine beträchtliche Abkürzung der Entwicklungszeit eintreten. Bei 10° sind z. B. nur mehr 53—55 Tage nötig.

Während der Entwicklung nimmt der osmotische Druck im Ei der Lachsforelle ab, wie Versuche von *Runnström* (135) gezeigt haben. Die Abnahme erfolgt in den ersten Stunden nach der Ablage ziemlich rasch; dann sehr langsam bis zum Ausschlüpfen. So zeigen die Eier von *Salmo salvelinus* im Ovidukt eine Gefrierpunktserniedrigung, welche größer ist als der Wert, den man nach vierstündigem Verweilen in Süßwasser bekommt. Der letztere ist um 6% kleiner. Die ausgeschlüpften Larven zeigen gegenüber diesem Stadium nur eine Verminderung um etwa 2%.

Der Durchmesser eines Eies beträgt etwa 4—5 mm. Es ist von einer festen Membran umgeben, welche am lebenden Ei farblos und völlig durchscheinend ist, am toten hingegen milchweiß wird. Eine genaue physiologische Untersuchung des Forelleneies verdanken wir

Gray (136), dem ich hier in der Beschreibung folge. Der Eiinhalt ist klebrig, durchsichtig und schwach gelblich. Er hat einen beträchtlichen osmotischen Druck und ist ein *guter Elektrizitätsleiter*. Zu den wesentlichen Bestandteilen des Eidotters gehört das Globulin, das die bekannten Reaktionen gibt und in der lebenden Zelle durch neutrale Salze in Lösung gehalten wird. In Wasser bildet es einen weißen Niederschlag, welcher in Säuren, Alkalien und neutralen Salzlösungen löslich ist. Abgestorbene Eier werden opak durch den Globulinausfall, klären sich aber wieder bei Einlegen in Neutralsalzlösungen auf. Das Auftreten der Trübung erklärt der Autor durch den Nachweis, daß das Globulin sich mit den Säuren und Alkalien verbindet, andererseits durch den Hinweis auf die Tatsache, daß in abgestorbenen Eiern infolge Aufhörens der Membranfunktion ein Eintreten von Wasser und dadurch ein Ansteigen des osmotischen Druckes erfolgt. Das Verschwinden der Trübung ist durch Lösung des Globulins in den Neutralsalzgemischen zu erklären.

Der Dotter ist von dem umgebenden Wasser durch zwei Membranen getrennt. Die äußere ist die bereits erwähnte Eimembran, die innere ist eine dünne Plasmaschicht, welche sich an einer Stelle zur Keimscheibe verdickt. Am gesunden Ei lassen die Membranen keine Salze austreten. Wenn aber eine Schädigung oder Verletzung eintritt, so ist sofort ein Austreten von Elektrolyten aus dem Ei zu bemerken. Dies kann etwa an dem Abfall des Widerstandes gegenüber dem elektrischen Strom im Versuchsgefäß festgestellt werden. Die Größe der Widerstandsabnahme steht stets in einer genauen Beziehung zur Zahl der geschädigten Eier. Für intrazelluläre Proteine und Fette, auch in gelöstem Zustand, ist die Eimembran stets undurchlässig. Eine besonders starke Exosmose kann durch Plasmagifte, wie Alkohol, Anilin u. dgl. erzielt werden. Befruchtete Eier sollen nach dem genannten Autor Schädigungen gegenüber *empfindlicher* sein als unbefruchtete. Nach der Befruchtung findet kein Verlust von Elektrolyten statt.

Werden Forelleneier in verdünnte Säurelösungen gebracht, so findet darin eine rasche Abnahme der Säurekonzentration statt. Es handelt sich dabei, wie ebenfalls Gray (137) gezeigt hat, nicht um eine Absorption, sondern vielmehr um einen Neutralisierungsvorgang, in dem »die Eier ein Kation, wahrscheinlich K' abgeben. Dafür werden die H' -Ionen absorbiert«.

Fischeier werden leicht geschädigt und können dann oft Mißbildungen liefern. Schon 10‰ Seewasser kann auf Forelleneier in den ersten Entwicklungstagen einen nachteiligen Einfluß ausüben [Runnström (137)]. Dabei gehen viele Eier zugrunde. Die sich entwickelnden Tiere bleiben hinter den Kontrollen zurück.

Werden Salmonideneier versendet, so treten wiederholt Mißbildungen und Doppelembryonen auf. Man hat dies vielfach auf mechanische Schädigungen durch den Transport zurückgeführt, allein schon *Fr. Schmitt* (138), dem wir eine systematische Darstellung der Doppelembryonen verdanken, gibt an, daß unter den künstlich gewirbelten Eiern sich kein höherer Prozentsatz von Mißbildungen nachweisen ließ, als unter den sorgsam aufgezogenen Kontrollen. Gründliche Untersuchungen rühren auch von *W. Hein* (139, 140) her. Er zeigte zunächst, daß mechanische Schädigungen nicht zu Mißbildungen führen können. Weiter konnte er aber die interessante Beobachtung machen, daß die Empfindlichkeit der Eier gegenüber den Schädigungen nicht zu allen Zeiten der Entwicklung gleich groß ist. Bestimmt man z. B. den Druck, mit dem man die Eier noch etwa 20 Minuten belasten kann, ohne eine Schädigung oder Änderung der Entwicklung zu erhalten, so zeigt sich, daß die Werte der Gewichte am kleinsten kurz nach der Befruchtung sind (etwa 245 g), dann gegen den 21. Versuchstag zunehmen, an diesem ihr Maximum erreichen (etwa 5950 g) und dann wieder abklingen derart, daß gegen das Ende der Entwicklung nur mehr die halben Werte des Maximums ertragen werden (etwa 2048 g). Es zeigte sich aber dabei, daß in den vom 36. Versuchstag an belasteten Eiern die Tiere *früher schlüpften*. Während die Kontrollen am 55. Tag nach der Befruchtung auskrochen, war dies bei den am 36. Tag gedrückten schon am 53. Versuchstag, bei den am 41. Versuchstag dieser Prozedur unterworfenen schon am 43. Versuchstag der Fall. Die Tiere entwickelten sich zunächst langsamer, hatten aber in kurzer Zeit die Kontrollen eingeholt, so daß sie von diesen nicht mehr unterschieden werden konnten. Das frühere Schlüpfen ist nach *Hein* einfach durch eine Schädigung der Membran bedingt, welche in einem solchen Zustand den Bewegungen der Tiere nicht mehr den genügenden Widerstand zu bieten vermag. Die Tiere sind im letzten Fünftel ihrer Entwicklung schon so weit, daß sie das Leben im Wasser vertragen können.

In einer späteren Arbeit konnte *Hein* (141) über Versuche berichten, welche den Einfluß von Temperaturschwankungen auf die Forellenbrut untersuchen sollten. Er konnte zeigen, daß die Wirkung solcher Schwankungen nur eine derartige ist, daß sie entweder maximal schädigen oder überhaupt keine Beeinflussung hervorrufen. Die geschädigten Eier gingen sehr bald zugrunde. Aber auch diese Versuche zeigten, daß die Empfindlichkeit der Eier zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung eine verschiedene ist. Im Gegensatz zu den Beobachtungen bei den Belastungsversuchen zeigte sich das Maximum der Widerstandsfähigkeit nicht am Ende des ersten Fünftels der Entwicklung, vielmehr fällt in diesen Zeitpunkt die geringste Wider-

standsfähigkeit gegenüber Temperaturschwankungen. Die Empfindlichkeit fällt somit vom Beginn der Entwicklung an, erreicht etwa am Ende des ersten Fünftels der Entwicklung ihr Minimum und beginnt dann wieder zu steigen, um diesen Verlauf bis an das Ende der Entwicklung beizubehalten. Es hat sich auch gezeigt, daß plötzliche Erwärmung weniger Verluste bedingt, als wenn die Eier vom heißen Wasser zuerst in schmelzendes Eis und erst dann wieder in die normalen Zuchtbehälter zurückgebracht werden.

Mißbildungen können daher, wie diese Versuche zeigen, durch mechanische und thermische Momente nicht bedingt sein. Es bleibt somit nur mehr die Annahme einer chemischen Beeinflussung übrig. Daß die chemische Wirkung verschiedener Salze zu Mißbildungen führt, ist nun durch eine Reihe von Autoren gezeigt worden. Stockard (142, 143, 144) hat an *Fundulus*-Eiern gezeigt, daß mit Lithiumchlorid eine deutliche Verlangsamung des Wachstums und Störungen in der Ausbildung des Blastoderms erzielt werden kann, welche Störungen oft zu Embryonen mit einem doppelten Schwanz führten. Magnesiumchlorid bedingte einäugige Monstra. Natriumchlorid schädigt Muskulatur und Nervensystem. Salzkombinationen schädigten weniger, als wenn die Salze für sich allein angewendet wurden. Dies ist im Sinne der von Loeb untersuchten »Äquilibration« der Salzlösungen verständlich (145). Weitere Untersuchungen stammen von Werber (146, 147), der ebenfalls die Entstehung der Monstra untersuchte. Er konnte zeigen, daß an *Fundulus*-Eiern Mißbildungen auftreten, wenn dem Wasser, in dem die Eier sich entwickeln, diejenigen Substanzen beigefügt werden, die bei einem gestörten Stoffwechsel im Säugetierkörper auftreten. Auf Grund seiner Versuche schließt der Autor, daß die Entstehung von Mißbildungen auf zwei Faktoren zurückgeführt werden kann. Der erste »ist ein chemischer: Er wirkt lösend, präzipitierend, koagulierend.« Der zweite ist ein osmotischer: Durch die chemische Schädigung der Membran durch die giftigen Substanzen tritt Seewasser in die Eier ein, diese werden aufgetrieben, die einzelnen Teile disloziert und in ihrer Entwicklung gehemmt. Auch J. Loeb (148) hat beobachtet, daß durch Zusatz von Kaliumzyanid blinde Embryonen bei *Fundulus* entstehen. Ebensolche konnte er aber auch erzielen, wenn er ein *Fundulus*-Weibchen mit einem *Menidia*-Männchen kreuzte; aber auch tiefe Temperaturen konnten nach langer Einwirkung bei normal befruchteten *Fundulus*-Eiern Degeneration des Auges bedingen.

Die Versuche wurden von Dezember 1921 bis Januar 1922 im Wiener physiologischen Institut durchgeführt. Bevor die eigentlichen Versuche begannen, wurde die Apparatur einige Tage in Betrieb gehalten, um sie durch das fließende Wasser gründlich zu reinigen. Es

wurden Eier von der Seeforelle (*Salmo lacustris*) verwendet, für die Versuche mit letal wirkenden Intensitäten auch einige der Bachforelle. Beide haben sich in gleicher Weise verhalten, so daß in den folgenden Berichten keine Unterscheidung zwischen ihnen gemacht werden wird. Das Forellenmaterial wurde mir von der Leitung der biologischen Station in Lunz in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt und es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. F. Ruttnner für sein Entgegenkommen zu danken. Die Eier wurden am 28. Nov. 1921 um 9^h früh in Lunz nach der Trockenmethode befruchtet, hierauf in Schalen gelegt, welche gepreßten Schnee enthielten. Diese wurden dann zwischen wärmeisolierenden Substanzen in einen Reisekorb verpackt mit nach Wien genommen und 12^h nach der Befruchtung, um 9^h abends, konnte ich schon die Eier in die Versuchsgläser einlegen. Die allermeisten Eier hatten den Transport gut vertragen, nur einige wenige waren nach der Ankunft in Wien trüb.

12^h nach der Befruchtung wurden also die Eier in das elektrische Feld gebracht und verblieben dort, dauernd durchströmt, bis zum Ausschlüpfen des jungen Tieres. In jede Glasschale wurden 70 Eier gegeben. In einer elften Schale wurde eine Reserve angelegt, mit der die Versuche der Serie a gemacht wurden.

Ergebnisse¹⁾:

a) Versuche mit letal wirkenden Intensitäten²⁾.

Die in den Versuchsgläsern 6 und 10 mit einer Stromdichte von 0,98 δ behandelten Eier gingen in sehr kurzer Zeit zugrunde. Die abgestorbenen Eier wiesen ebenfalls jene Trübungen auf, die auch sonst bei verschiedenen Schädigungen vorkommen. Ich habe nun die verschiedenen Stromstärken untersucht, welche in den verschiedenen Stadien der Entwicklung notwendig waren, diese Trübung innerhalb eines Zeitraumes von 24–36^h hervorzurufen. Wie die Versuche von Hein (139, 140, 141) bereits erwarten ließen, hat sich auch hier herausgestellt, daß die Eier in verschiedenem Alter eine verschiedene Empfindlichkeit besitzen. Während die Stromstärke, um diese Wirkung zu erzielen, bis zum 27. Versuchstag etwa gleich bleiben konnte, stieg sie von dieser Zeit zuerst langsam, dann immer rascher an, um zur Zeit des Schlüpfens den zehnfachen Wert jener Intensität zu erreichen, welche am Beginn der Entwicklung notwendig war. Mit anderen Worten: die Empfindlichkeit der Eier ändert sich im Laufe der Entwicklung derart, daß die Eier beim Ausschlüpfen der Tiere zehnmal widerstandsfähiger sind als das ungefurchte Ei-plasma.

¹⁾ Über die Versuche ist bereits kurz im Akad. Anzeiger der Akademie d. Wiss. berichtet worden (170).

²⁾ Ausführliche Mitteilung über diesen Teil in der Biochem. Zeitschr. (169).

Diese Beobachtung ist von großem Interesse, da in den später zu beschreibenden Versuchen davon die Rede sein wird, die Eier seien während der ganzen Entwicklungsperiode von der gleichen Stromstärke beeinflusst worden. Nach den Ausschlägen des Meßinstrumentes ist dies wohl richtig, nicht aber, wenn wir die Empfindlichkeit des Lebewesens selber als Maß mit heranziehen. Wenn wir z. B. die Eier konstant mit einer Stromstärke behandelt haben, welche etwa die Hälfte der am Beginn letalen war, so wird genau dieselbe Stromstärke am Ende der Entwicklung nur mehr $\frac{1}{20}$ der letalen sein, mit anderen Worten, die Stromstärke hat sich im Laufe der Entwicklung vermindert, sie wird dann auf das Tier nur mehr so wirken, wie eine solche von $\frac{1}{10}$ letal. Es wird diese Tatsache überall dort zu berücksichtigen sein, wo Organismen während ihrer Entwicklung mit »konstanten« Reizen behandelt werden sollen.

Damit die Globulintrübung auftritt, ist eine gewisse Strommenge nötig, welche durch einen starken Strom in kurzer Zeit oder durch einen schwachen in längeren Zeitabschnitten geliefert werden kann.

Die Abnahme der Empfindlichkeit ist eine Funktion der Entwicklung und nicht des Alters, denn unbefruchtete Eier haben während der ganzen Zeit ihre ursprüngliche Empfindlichkeit bewahrt.

Von großem Interesse ist, daß die Trübung an jener Seite des Eies beginnt, die dem positiven Pol zugekehrt ist. Diese Beobachtung habe ich an etwa 400 Eiern in völlig eindeutiger Weise gemacht. Welche chemischen Vorgänge hier mitspielen, ist derzeit noch nicht klar. Ich habe in der erwähnten Mitteilung (169) die Hypothese aufgestellt, daß die verschiedene Empfindlichkeit gegenüber dem Strom mit dem verschiedenen Lipoidgehalt des Eies zusammenhängt und daß die Trübung selbst durch einen Entzug des Kations (wahrscheinlich Na) bedingt ist. Welche Momente zu dieser Annahme führen, ist in der genannten Arbeit auseinandergesetzt worden. Ob aber die besprochenen Annahmen zutreffen, werden erst Untersuchungen zeigen, welche derzeit bereits im Gange sind.

Die Trübung des Eies ist wohl nicht die Ursache des Absterbens, wenn auch nicht gesagt werden kann, daß sie eine Folgeerscheinung ist. Eine Reihe von Versuchen hat gezeigt, daß der Embryo schon lange tot ist, bevor noch die Trübung eintritt. Tod des Eies und Trübung sind wohl Parallelerscheinungen, da die Eier, wenn sie zu einer Zeit aus dem elektrischen Felde entfernt werden, in der der Embryo bereits getötet worden ist, stundenlang noch klar bleiben können.

Knapp nach der Befruchtung scheint der Maschinenstrom, welcher von den Elektrizitätszentralen geliefert wird und der stets Stromesschwankungen aufweist, etwas heftiger zu wirken als jener Strom, der durch galvanische Batterien oder durch Akkumulatorenzellen geliefert

wurde. Die Eier werden bei gleicher Intensität etwas früher trüb, auch sind die Eier der Kultur 10, welche mit 0,98 δ (Maschinenstrom) behandelt wurden, um 12^h früher ausgestorben gewesen als die Eier mit gleichstarkem Batterienstrom. Der Unterschied war aber schon nach dem 20. Versuchstag nicht mehr sehr deutlich ausgeprägt und verschwand dann gänzlich.

Vom 43. Versuchstag an trat aber etwas Merkwürdiges auf: Die Eier begannen zu platzen und der Eiinhalt samt dem Embryo sah heraus. In den allermeisten Fällen erfolgte das Platzen wieder an jener Seite des Eies, welche dem + Pol zugekehrt war. Auf diesen floß auch meist der Inhalt zu, beinahe nach Art einer Kataphorese. Der Embryo zeigte dabei meist mit dem Kopf nach dem + Pol. Diese Lage ist ohne weiteres verständlich, wenn wir die galvanotaktische Einstellung des Embryos berücksichtigen, von welcher später noch die Rede sein wird. Ein ausgeflossenes Ei zeigt die Abb. 4, welche meiner Arbeit (169) entnommen ist.

Das Aufplatzen ist sicher keine direkte Wirkung des elektrischen Stromes. Eier, welche nach dem 43. Versuchstage starken Strömen ausgesetzt wurden, platzten auch dann, wenn sie knapp vor der zu erwartenden Erscheinung aus dem Feld genommen und separat in fließendes Wasser gebracht wurden. Das Platzen pflegt bei solcherart isolierten Eiern um so früher einzutreten, je länger der Strom auf sie eingewirkt hat. Wir werden daher die Stromeswirkung als eine Membranzerstörung auffassen und das Austreten des Eiinhaltes als eine Quellungsercheinung, wenn das Wasser in das Innere durch die geschädigte Membran eintreten kann. Ein künstliches Anstechen der äußeren Eimembran bleibt nämlich so lange wirkungslos, solange der Embryo lebt¹⁾. Diese membranschädigende Wirkung scheint eine spezifische Wirkung des + Poles zu sein und wir werden sie zu jenen Wirkungen schreiben, von denen im ersten Abschnitt dieser Arbeit die Rede war.

Wenn wir getötete Tiere im Stromfelde liegen lassen, so tritt schon innerhalb 24^h eine sehr weitgehende Zersetzung ein. Die Tiere werden sehr rasch bleich, da das Hämoglobin sehr rasch zerlegt wird,

¹⁾ Das Ei hat außer der Eihaut noch eine Membran, welche aus dem Gewebe besteht, das vom Embryo aus um den Dotter herum wächst.

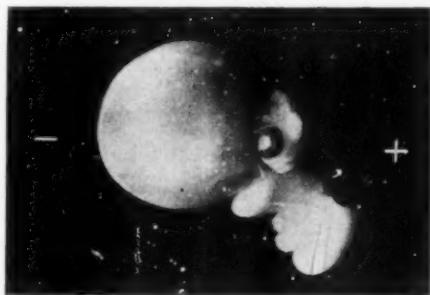


Abb. 4. Geplatztes Forellenei. Der Inhalt ist ausgeflossen und koaguliert, der Kopf des Embryos sieht heraus.

während man es ohne Stromwirkung noch nach Tagen gut erkennen kann. Von Interesse ist, daß solcherart zersetzte Tiere rascher verpilzen und daß in den Zwischenräumen des Myzels verschiedene Protozoen, in erster Linie Chilodon, ein lustiges Leben führen. Jene Stromstärken, welche hinreichen Eier und Embryonen innerhalb weniger Stunden zu töten, sind für die genannten Protozoen und für den Pilz ganz harmlos. Dabei brauchen diese Lebewesen gar nicht eine kleinere Empfindlichkeit zu besitzen, es würde ausreichen, wenn ihr Widerstand gegen den Strom ein größerer ist.

b) Versuche mit submaximalen Intensitäten.

Es ist bereits früher berichtet worden, daß die mit 0,98 δ behandelten Tiere in sehr kurzer Zeit ausstarben. Diese Intensität begrenzt also zunächst die submaximalen Reize. Sofern eine Wirkung der Elektrizität auf die Eier nachzuweisen ist, muß sie in der vorliegenden Anordnung zum Vorschein kommen. Aber auch noch etwas geringere Intensitäten wurden als schädlich erkannt. Die Tiere, welche mit 0,616 δ behandelt wurden, starben ebenfalls aus, nur brauchten sie

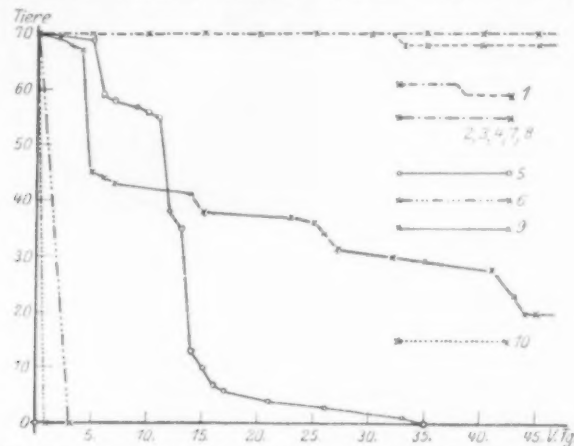


Abb. 5. Sterblichkeitskurve. Als Abszisse sind die Versuchstage, V.Tg., als Ordinate die an den einzelnen Tagen noch lebenden Tiere aufgetragen. Die Kurven der einzelnen Versuchsgläser sind in verschiedener Manier dargestellt. Legende in der Abbildung selbst.

dazu 35 Tage. Ja selbst bei 0,49 δ waren immerhin noch größere Verluste zu beklagen, wenn auch in den letzten Versuchstagen, der geringeren Empfindlichkeit halber, Todesfälle nicht mehr zu verzeichnen waren, so daß ein Teil dieser Zucht noch zum Ausschlüpfen kam. Die Tiere dieser Serie waren mit Maschinenstrom behandelt worden. In allen übrigen Reihen waren Todesfälle während der Untersuchung nicht vorgekommen. Den Verlauf der Sterblichkeit stellt die nebenstehende Kurve (Abb. 5) dar. Aus dieser geht hervor, daß die Sterb-

lichkeit anfangs größer war, die Kurven verlaufen steiler, dann aber werden sie flacher, die Sterblichkeit sinkt mit fortschreitender Entwicklung. Aber noch etwas ist aus dieser Kurve zu erkennen; es wechseln in ihr steilere und flachere Stellen ab; die Sterblichkeit zeigt ein periodisches An- und Abschwellen. Diese Erscheinung wird noch viel deutlicher, wenn wir einfach die tatsächlichen Todesfälle als Ordinate einer neuen Kurve auftragen. Diese ist in Abb. 6 wiedergegeben. Es zeigt sich nun, daß Zeiten, in denen keine Todesfälle oder nur sehr wenige vorkommen, mit Zeiten reichlichen Sterbens abwechseln; daß in Abständen von etwa 4—6 Tagen Häufungen der Todesfälle auftreten, welche in der Kurve der Abb. 6 als Gipfel erscheinen. Wenn wir bedenken, daß die Tiere konstant unter dem Einflusse des schädigenden Agens stehen, so müssen wir nach dem Gesetz der Wahrscheinlichkeitsrechnung erwarten, daß sich die Todesfälle gleichmäßig aufteilen. Wenn wir eine solche Periodik wahrnehmen können, so

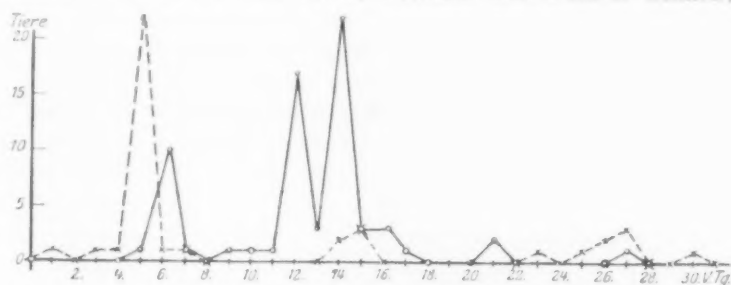


Abb. 6. Kurve, die Periodik der Sterblichkeit darstellend.
 (In der Abszisse die Versuchstage, in der Ordinate die Zahl der an den einzelnen Tagen gestorbenen Tiere.) Vollgezeichnete Kurve Glas Nr. 5, 0,616 δ , gestrichelte Glas Nr. 9, 0,49 δ .

läßt sich der Gedanke nicht so ohne weiteres von der Hand weisen, daß die Empfindlichkeit der Tiere einem Rhythmus unterworfen ist, der an den durch Gipfel gekennzeichneten Tagen seine Maxima besitzt. Daß solche Rhythmen in den Tieren ablaufen, ist ja durch die Arbeiten von *Szymanski* (149) gezeigt worden. *Fauré-Fremiet* (172) hat übrigens auch an Eiern von *Sabellaria alveolata* L. gezeigt, daß die Empfindlichkeit derselben gegen Alkohol und Chloroform periodisch schwankt. Das Gleiche wurde für Seeigelleier von *Herlant* (173) gezeigt.

Wenn wir also jene Stromstärke, welche zwar einige Todesfälle bedingt hat, aber doch die Kultur nicht mehr zum gänzlichen Aussterben bringen konnte, als die höchste zulässige Intensität betrachten, so ergibt sich, daß die submaximalen Reizintensitäten für die Forelleneier bei Durchströmung im Wiener Leitungswasser zwischen 0 und 0,49 δ liegen.

Alle 10 Tage wurden nun einige Eier konserviert und dabei auch die Größe der Embryonen gemessen. Um von der Eigröße dabei un-

abhängig zu sein, wurden je zwei große und je zwei kleine Eier zur Untersuchung herangezogen. Die ersten deutlichen Unterschiede zeigten sich am 29. Tag nach der Befruchtung. Die Kontrollen zeigten die größte Körperlänge, alle mit Strom behandelten waren kleiner, und zwar in direkter Proportionalität mit der Stromstärke. Die mit unterbrochenem Strom behandelten Tiere waren aber wieder kleiner als die mit gleicher Intensität, aber mit Batteriestrom behandelten. Der Unterschied zwischen den Kontrollen und den mit 0,49 δ bzw. 0,616 δ behandelten Tieren war ein überaus deutlicher. Späterhin verschwanden diese Unterschiede und beim Ausschlüpfen ergaben die Mittelwerte der einzelnen Gläser nur mehr jene Differenzen, welche als Variationswerte angesehen werden müssen. Diese Erscheinung wird uns aber ohne weiteres verständlich sein, da ja bereits früher auf die *Abnahme der Empfindlichkeit* der Eier hingewiesen wurde, woraus hervorgeht, daß die Stromwirkung im Laufe der Entwicklung abnehmen muß. Wenn wir aber aus diesen Beobachtungen einen Schluß ziehen dürfen, so ergibt es sich, daß auf die jungen Stadien der elektrische Strom eine *hemmende* Wirkung ausübt.

Von Interesse ist nun das Verhalten der einzelnen Versuchsgläser, als die Zeit des Schlüpfens kam. Da die Temperatur in meinen Versuchsgläsern gegen 10° C betrug, so war dieses für den 52.—54. Tag nach der Befruchtung zu erwarten. Es zeigte sich nun, daß das Schlüpfen genau nach dem *Quetelet'schen* Gesetz (Binomialkurve) erfolgte, wie es schließlich auch zu erwarten war. Ein Tag war durch ein *Massenschlüpfen* charakterisiert, aber es gab an einigen Tagen vor und nachher immer Vor- und Nachzügler. Die Zahl dieser nahm dabei zu, je näher der betreffende Tag vor dem Hauptschlüpftag lag, die Zahl nahm aber wieder ab, je mehr der betreffende Tag hinter den Haupttermin fiel. Wenn wir die Zahl der an den einzelnen Tagen ausgekrochenen Tiere als Ordinate einer Kurve, die Tage als Abszisse auftragen, so erhalten wir Kurven, welche der Binomialkurve, welche auch in der Variationsstatistik eine große Bedeutung gewonnen hat, sehr ähnlich ist oder wenigstens den Typus derselben deutlich zeigt. Eine solche Kurve ist in Abb. 7 wiedergegeben. Wir wollen den Tag, an welchem die meisten Tiere geschlüpft sind, den mittleren Schlüpftag nennen. Wenn wir nun die einzelnen Kurven betrachten, so fällt uns sofort auf, daß die meisten Versuchsgläser den *gleichen* mittleren Schlüpftag haben. Diese Tatsache ist ein schöner Beweis für die völlige Gleichheit der Bedingungen, unter denen die Tiere gehalten wurden.

Zwei Kurven zeigen den Gipfel schon vorher: das Glas Nr. 4, in welchem die Tiere mit 0,28 δ behandelt wurden und um 24^h früher geschlüpft waren, dann das Glas Nr. 9, in dem die Tiere einem Strom

von 0,49 δ ausgesetzt waren, wo dieses Ereignis sogar *schon um 4 Tage vorher* eingetreten war. Wir stellen daher folgendes fest: Von den submaximalen Reizen haben die schwachen auf das Schlüpfen keinen Einfluß. Nur diejenigen, welche der oberen Grenze naheliegen, rufen ein früheres Schlüpfen hervor und zwar ist die Beschleunigung der Intensität des Stromes direkt proportional.

Die Frage, welche dabei auftaucht, ist aber die, ob dieses frühere Schlüpfen etwa durch eine Beschleunigung der Entwicklung bedingt sei. Dies wäre im Hinblick auf ähnliche Beobachtungen, welche bereits in der Literatur vorliegen und früher beschrieben wurden, durchaus nicht unmöglich. Um diese Frage zu entscheiden, ist aber die histologische Untersuchung der Tiere nötig. Über das Ergebnis der-

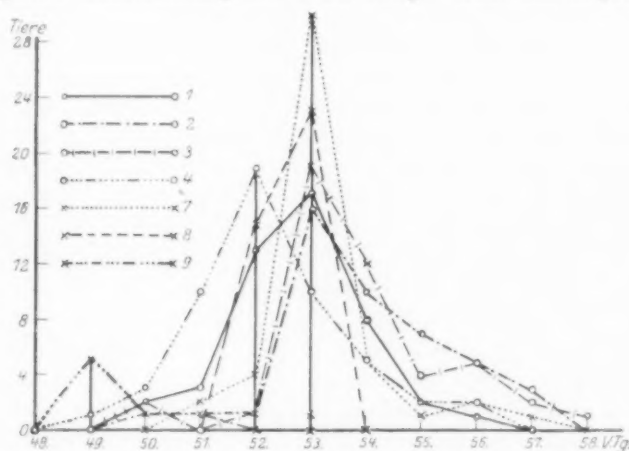


Abb. 7. Graphische Darstellung des Verlaufes des Schlüpfens in den einzelnen Versuchsgläsern. Die Kurven Gipfel bezeichnen den mittleren Schlüpftag (58. V.-Tg.).

selben wird weiter unten berichtet werden. Hier aber sei auf folgendes hingewiesen: makroskopisch zeigten die Embryonen sowie die geschlüpften Tiere der verschiedenen Kulturen keinerlei Unterschied. Wir wissen ferner aus den Versuchen mit letal wirkenden Reizen, daß in späten Entwicklungsstadien durch den Strom eine Zerstörung der Membran erfolgt. Jetzt müssen wir uns aber auch der Angaben von *Huin* (139, 140) erinnern, welcher bei Einwirken verschiedener Schädigungen, speziell des mechanischen Druckes, ebenfalls ein früheres Schlüpfen beobachtet hat. Und auch er konnte zeigen, daß unter Einfluß des schädigenden Agens eine Zerstörung der Membran erfolgt. In den Tagen knapp vor dem Auskriechen sind die Tiere sehr lebhaft und eine beschädigte Membran wird leichter zerrissen. Nach *Huin* sind ja die Embryonen im letzten Fünftel der Entwicklungsphase imstande, auch außerhalb des Eies im direkten Kontakt mit

dem Wasser zu leben. Aus diesen Tatsachen werden wir schließen müssen, daß das frühere Schlüpfen der Tiere zunächst nur durch die Zerstörung der Membran durch den Strom bedingt ist, wobei ja rein entwicklungsfördernde Momente noch nicht ausgeschlossen zu sein brauchen.

Windle (103) hat beschrieben, daß die elektrisierten Forellen nach dem Schlüpfen sehr bald zugrunde gingen. Ich habe nur beobachtet, daß das letzte Tier, das in der Reihe 9 geschlüpft war, welche mit der stärksten Intensität behandelt wurde, nach 48^h gestorben war. In derselben Zeit ging aber auch im Kontrollglas ein Tier ein. Von den übrigen Tieren, welche während der Entwicklungszeit elektrisiert worden sind, sind nicht mehr gestorben als in den Kontrollen, ja in einigen Gläsern konnten überhaupt tote Tiere nicht angetroffen werden, selbst noch 6 Tage nach dem Ausschlüpfen.

Es ist von besonderem Interesse, daß bei der Elektrisierung der Tiere *Mißbildungen nicht beobachtet* wurden. Es ist ja bereits früher darauf hingewiesen worden, daß sonst die Fische im allgemeinen sehr empfindlich sind und sich speziell bei chemischen Wirkungen viele Mißbildungen zeigen. Wenn wir aus diesen Beobachtungen Schlüsse ziehen dürfen, so wären es diese, daß der Strom innerhalb der Eier chemische Wirkungen *nicht entfaltet hat*. Dies könnte uns aber wieder zu der Annahme führen, daß die Tötung der Eier, welche früher beschrieben wurde und welche sich nach außen hin durch Trübung kenntlich macht, durch die Koagulation des Globulins bedingt sei und nicht durch chemische Umsetzungen, welche sich etwa abspielen, *bevor* es noch zu dieser Abscheidung kommt.

Es sei auch noch darauf hingewiesen, daß alle Tiere, welche sich entwickelt haben, geschlüpft sind, so daß die Zahl der ausgekrochenen Embryonen in jedem Glas eine äquivalente war. Die unbefruchteten Eier haben sich in der für die vorliegenden Versuche verwendeten Versuchsanordnung bis zum Abschluß der Experimente klar erhalten.

Die *histologische Untersuchung* der Embryonen hat keine sehr wesentlichen Unterschiede ergeben. Eine entwicklungsfördernde Wirkung des elektrischen Stromes im Sinne der früher zitierten Autoren ist somit vorläufig nicht festgestellt worden.

c) Beobachtungen über die Galvanotaxis junger Forellenstadien.

Seit dem 38. Tag nach der Befruchtung konnte man beim Einbringen der Eier in das Stromfeld ein lebhaftes Herumschlagen der Embryonen bemerken, welches aber bald aufhörte. In der Mehrzahl war aber dann die Lage der zur Ruhe gekommenen Tiere so, daß sie mit dem Kopf zur Anode eingestellt waren. Galvanotaxis der Forellenembryonen kann also schon vom 38. Tag nach der Befruchtung an und zwar noch *innerhalb der Eimembran* festgestellt werden.

Der Entdecker der Galvanotaxis ist der Botaniker *Unger*, welcher auch die Schwärmsporen der Chlorophyceen entdeckt hat. In seinem Buche »Die Pflanze im Momente der Tierwerdung« (150) hat er bereits 50 Jahre vor *Herrmann* (151), welcher allgemein als der erste gilt, der sich mit der Galvanotaxis lebender Organismen beschäftigt hat, die Einwirkung des galvanischen Stromes auf die Schwärmsporen der *Vaucheria* sowie auf *Stentor niger* beschrieben. *Koltonski* (164) darf das Verdienst in Anspruch nehmen, diese historisch wichtige Tatsache festgestellt zu haben. Auf Seite 71 seines Buches schreibt *Unger* folgendes: »Bei einer genügenden Stromintensität sah man das herrliche Schauspiel der in Bogenzügen herbeieilenden Tierchen. Es war unstreitig die Kurve einer Ellipse, von deren Brennpunkt aus sich die Macht des kontraktiven Poles verbreitete; ja sie schienen vielmehr durch eine unsichtbare Kraft dahin geleitet zu werden, aber kein einziges wählte den kürzesten Weg.«

Aber noch vor *Herrmann* finden wir eine Andeutung ähnlicher Versuche bei *Mach* (152). Dieser schreibt im Jahre 1875 auf Seite 53 des zitierten Werkes: »Ich erlaube mir, hier noch ein Experiment zu beschreiben, welches zu den *Hitzigschen* in naher Beziehung steht. Vor etwa zwei Jahren erzählte mir der Laborant des Institutes, er habe bei einem Eskamoteur Betäubung von Fischen durch den elektrischen Strom gesehen. Ich wiederholte das Experiment sofort mit Herrn Dr. *Kessel* mit mehreren Fischen, indem ich den Wasserbehälter in den Ruhmkorffschen Apparat einschaltete. Anfangs schien es, als ob die Fische sich in einem durch die Ruhmkorffspule bestimmten Sinn umlegen würden. Da sich aber dies nicht konstant zeigte und zudem die Sache in viele Fragen der Nervenphysiologie einzugreifen schien, wurden die Experimente wieder aufgegeben.

Vor einiger Zeit erhielt ich an kleinen Exemplaren von *Cobitis Barbatula* L. bei Anwendung des konstanten Stromes sehr gleichförmige Resultate. Die etwa 7 cm langen Fische befinden sich in einem kleinen Glasgefäß, dessen Wasser eine Spur Kochsalz enthält. Sofort beim Durchleiten des Stromes durch den Kopf mit Hilfe zweier Platinplatten werden die Fische sehr ruhig und legen sich auf den Rücken, indem der Rücken konstant gegen den Zinkpol der angewandten (aus sechs Elementen hintereinander bestehenden) *Smee'schen* Batterie umsinkt.«

Diese Notiz hat bereits *Breuer* (158) publiziert, ohne aber die Jahreszahl anzugeben und ohne darauf hinzuweisen, daß dies bereits vor *Herrmann* und vor den Arbeiten von *Blasius* und *Schweizer* (174) über die Galvanonarkose mitgeteilt worden ist. Wenn auch *Mach* nicht gerade die Einstellung des Kopfes zum + Pol hin beschreibt, so geht doch aus seiner Schilderung hervor, daß er die Änderung der Ein-

stellung des Körpers des Fisches unter dem Einflusse des Stromes wohl beobachtet hat. Andererseits gebührt *Mach* die Priorität für die Beobachtung der beruhigenden Wirkung des galvanischen Stromes, eine Erscheinung, welche dann später ausführlich von *Blasius* und *Schweizer* beschrieben wurde, und zwar in Unkenntnis der vorherigen Entdeckerschaft *Machs*. Ich habe geglaubt, diese beiden historisch wichtigen Stellen von *Unger* und *Mach* erwähnen zu müssen, da sie beide *Biedermann* (154, 155) bei seinem sonst ausgezeichneten Referate entgangen sind.

Der erste, welcher Wirbeltiere untersuchte und bei ihnen die Galvanotaxis nachgewiesen hat, war allerdings *Herrmann* (151, 156, 157). Er konnte zeigen, daß auch junge Fischembryonen schon einige Wochen nach dem Ausschlüpfen, andere sogar schon in früheren Stadien Galvanotaxis zeigen. Ganz junge Stadien, speziell solche vor dem Schlüpfen, hat *Herrmann* nicht untersucht. Auch *Breuer* (153), welcher die Rolle des Rückenmarkes beim Zustandekommen dieser merkwürdigen Erscheinung bei Fischen untersucht hat, stellte an Embryonen keine Versuche an.

Verworn hat sich dann weiter mit der Galvanotaxis beschäftigt und speziell diese Erscheinung an den Protisten studiert. Über seine Arbeiten siehe die Übersicht in seiner allgemeinen Physiologie (158). Seit dieser Zeit sind eine Fülle von Arbeiten über dieses Thema erschienen und man hat diese Erscheinung an den verschiedensten niederen und höheren Tieren nachgewiesen. Literatur findet man bei *Biedermann* (154, 155).

Die eingangs erwähnte Beobachtung, daß schon vom 38. Tag nach der Befruchtung an den Embryonen Galvanotaxis beobachtet werden kann, veranlaßte mich, mir die Erscheinung ein wenig näher anzusehen. 3 Tage vor dem Ausschlüpfen präparierte ich eine größere Zahl Tiere aus und machte mit ihnen in einem der früher beschriebenen Gläser einige Versuche. Es zeigte sich dabei, daß die Tiere bei einer Stromdichte von 4.2 δ deutlich und prompt den Kopf zur Anode richteten, was für die Embryonen immerhin eine bedeutende Leistung ist, da sie der Dottersack bei den Bewegungen sehr hemmt und ihr Schwimmvermögen noch nicht sehr ausgebildet ist. Aber schon nach einigen Sekunden haben sie ihre *Erregbarkeit völlig verloren* und werden für weitere Versuche erst wieder geeignet, wenn sie einige Zeit ausruhen können.

Die in den einzelnen elektrisierten Kulturen gezogenen Tiere zeigten während ihrer Entwicklung im Ei sowie auch in der Lage nach dem Ausschlüpfen keine bestimmten Beziehungen zum $+$ Pol. Es ist dies ohne weiteres klar, da ja der Strom auf sie dauernd wirkt und auch die Intensität zur Erreichung der genannten Erscheinung etwa

das 2—4fache der *letalwirkenden* Stromstärke betragen muß. Deshalb werden die Tiere auch in sehr kurzer Zeit geschädigt.

Mit Tieren, welche am 50. Versuchstag geschlüpft waren, stellte ich einige weitere Versuche an, um die notwendige Minimalstromstärke zu bestimmen. Die Versuchstiere waren solche aus den Elektrokulturen. Ich verglich diese aber auch mit einigen, welche der nicht elektrisierten Reservekultur entnommen worden war. Bei stärkeren Strömen und einer Versuchsdauer von etwa einer Minute waren die Tiere aber schon so erschöpft, daß sie nicht einmal mehr auf Druck auf den Dottersack mit einer Bewegung reagierten, während frische Tiere dies sehr wohl tun. Es sei hier erwähnt, daß die Tiere oft nicht gleich auf den Strom mit der Wendung nach dem + Pol antworteten. Dies zeigte sich besonders dann, wenn der Strom schon einige Zeit auf sie eingewirkt hatte und er nun plötzlich gewendet wurde. Wenn aber in einem solchen Fall die Tiere ruhig blieben, so genügte es, möglichst rasch den Strom noch zweimal zu wenden, d. h. ihn auf die frühere Richtung zurückzubringen und ihn dann neuerlich zu wenden. Es sind offenbar die *Momentanreize*, die Schläge, welche die Tiere zu einer Bewegung veranlassen, welche dann zugleich die Einnahme der galvanotaktischen Stellung erleichtert. Die mit den genannten Tieren gemachten Versuche ergaben folgendes Resultat:

- 1,68 δ Bewegungen der Tiere bei Wenden des Stromes ohne besondere Einstellung zu den Polen.
- 2,8 δ Stets Bewegungen, welche in der Mehrzahl der Fälle zu Lagen führen, bei denen die Tiere den Kopf gegen die Anode haben.
- 4,2 δ Reaktion tritt bei jeder Wendung des Stromes prompt ein; die Tiere ermüden aber sehr bald. Strom wird weiter gesteigert.
- 5,6 δ Die Reaktionen der Tiere sind absolut eindeutig.

Wenn die Tiere längere Zeit mit einer bestimmten Stromstärke behandelt wurden und dadurch ermüdet sind, so kann oft eine Steigerung der Intensität die galvanotropische Reaktion für kurze Zeit wieder hervorrufen. Kontrolltiere und solche aus den Elektrokulturen reagierten ziemlich gleich, doch war manchmal der Gedanke nicht abzuweisen, daß die ersteren gegenüber dem Strom weniger empfindlich in bezug auf die Reaktion sind, jedoch von ihm leichter geschädigt werden.

V. Zusammenfassung.

Die hier mitgeteilten Versuche haben die in der Literatur vorhandenen Angaben über die Wirkung des elektrischen Stromes auf tierische Organismen eigentlich nicht bestätigen können. Es haben

sich an den Forelleneiern weder die raschere Entwicklung, wie sie *Rusconi* (100) und *Lombardini* (101) beobachtet haben, noch eine größere Sterblichkeit der elektrisierten Individuen [*Windle* (103)], noch Störungen in der Entwicklung [*Rossi* (104)] nachweisen lassen. Es wurde aber folgendes festgestellt:

Werden Pfrillen, *Phoxinus laevis*, in Glaswannen dem elektrischen Strom in einer Dichte von 0,02 δ bis 0,066 δ ausgesetzt, so ergibt sich selbst in Zeiträumen von mehreren Wochen *keinerlei* Beeinflussung des Wachstums. Abgesehen von einer Bevorzugung des $+$ Poles, der wegen seines Reichtums an Sauerstoff, eventuell unter Mitwirkung galvanotaktischer Erscheinungen aufgesucht wird, zeigen die Tiere auch sonst kein geändertes Verhalten. Ähnliches gilt von sekundären Strömen eines *Du Bois-Reymondschen* Schlitteninduktoriums.

Die durch den elektrischen Gleichstrom getöteten Eier werden trüb. Die Empfindlichkeit der Eier gegenüber dem elektrischen Strom sinkt im Laufe der Entwicklung derart, daß gerade vor dem Ausschlüpfen etwa die zehnfache Intensität des Stromes pro Querschnittseinheit nötig ist, der am Beginn der Entwicklung hingereicht hat, um die Eier innerhalb von 24^h zu töten. Zur Trübung ist eine bestimmte Strommenge nötig, welche durch kurzdauernde starke Ströme oder durch längere Zeit fließende schwache Ströme geliefert werden kann. Solange die Trübung der Eier noch nicht eingetreten ist, können die Eier aus dem Stromfeld entfernt werden, ohne daß in der nächsten Zeit die Trübung eintritt. *Unbefruchtete Eier bewahren solange sie leben die ursprüngliche Empfindlichkeit.* Die Eitrübung ist durch den Globulinausfall bedingt und beginnt immer an jener Seite des Eies, welche dem $+$ Pol zugekehrt ist. Die Ursache der Globulinfällung ist noch nicht klar. Die Embryonen der mit starken Strömen behandelten Eier gehen schon lange vor Eintreten der Eitrübung zugrunde. In späteren Entwicklungsstadien tritt vorwiegend an der dem $+$ Pol zugekehrten Seite eine ausgiebige Schädigung der Eimembran auf. In solchen Fällen kann der Eiinhalt ausfließen und im Wasser koagulieren. Der Inhalt fließt dabei oft nach Art einer Kataphorese gegen den genannten Pol.

Verschiedene Protozoen, darunter *Chilodon*-Arten, sowie verschiedene Pilze, welche auf den durch den Strom getöteten Eiern und Tieren schon nach kurzer Zeit zur Entwicklung kommen, vertragen ohne weiteres tagelang jene Stromstärken, welche die Forellen innerhalb weniger Minuten getötet haben.

Die unter dem Einfluß von maximalen (gerade noch letal wirkenden) Intensitäten sterbenden Tiere zeigen in den Todeszahlen eine gewisse Periodizität, indem Zeiten reichlicher Todesfälle mit solchen abwechseln, in welchen überhaupt keine Tiere sterben. Die Intervalle

betragen etwa 5—6 Tage. Die Forelleneier scheinen periodisch eine verschiedene Empfindlichkeit zu haben, welche auch für andere Eier festgestellt worden ist. Dabei waren die äußeren Bedingungen völlig konstant. Die während der Entwicklung ertragene Höchstintensität beträgt 0,49 Poggendorf. Die mit den größten Intensitäten behandelten Tiere sind um einige Tage früher geschlüpft. Dieses frühere Schlüpfen ist, wie andere meiner Beobachtungen und die Erfahrungen anderer Autoren zeigen, durch eine Membranzerstörung unter dem Einfluß des Stromes bedingt. Tiere, welche mit 0,49 δ behandelt wurden, schlüpften um 4 Tage früher, diejenigen, welche einem Strom von 0,28 δ ausgesetzt waren, um einen Tag. Die Kontrollen und die mit schwachen Strömen behandelten Tiere schlüpften alle an demselben Tag.

Eine besondere Sterblichkeit der während ihrer Entwicklung elektrisierten Tiere nach dem Schlüpfen ist nicht beobachtet worden. *Mißbildungen sind nicht aufgetreten.* Die unbefruchteten Eier sind bis zum Abschluß der Versuche am Leben geblieben.

Der Batterie- und der Maschinenstrom scheint auf junge Embryonen eine Art Wachstumshemmung auszuüben, welche sich aber schon nach den ersten Wochen verliert. Nach dem Ausschlüpfen waren elektrisierte Tiere und Kontrollen gleich groß. Die histologische Untersuchung der jungen und älteren Stadien aus der Kontrollkultur und den elektrisierten Serien zeigte keinerlei Entwicklungsunterschiede. Das frühere Schlüpfen ist daher sicherlich nur durch die Membranzerstörung bedingt; *eine entwicklungsbeschleunigende Wirkung des elektrischen Stromes ist dabei nicht im Spiele.*

Vom 38. Versuchstag an kann auch im Ei eine galvanotaktische Einstellung des Embryos bei einer Stromdichte von etwa 5,6 δ erzielt werden. Es handelt sich in diesen Fällen um *anodische Galvanotaxis*, d. h. die Tiere wenden den Kopf gegen den positiven Pol. Die zur Erzielung der galvanotaktischen Einstellung nötigen Intensitäten sind aber von einer Größenordnung, welche die nach einigen Stunden letal wirkende Dosis *überschreitet*. Die Einstellung des ausgeschlüpften Tieres, welches in seinen Bewegungen durch den massigen Dottersack noch gehemmt ist, kann durch einige kurze elektrische Schläge beschleunigt werden. Die Tiere ermüden aber bei diesen Stromstärken sehr bald. Bei ermüdeten Tieren kann Galvanotaxis durch Verstärken des Stromes oder durch elektrische, kurzdauernde *Einzelschläge* wieder für kurze Zeit hervorgerufen werden.

Die Untersuchungen werden an anderen Wasserbewohnern fortgesetzt werden. Speziell über die Frage nach den Vorgängen in der durchströmten Zelle und über die Frage nach der Wirkung verschiedener Stromarten sind bereits Versuche im Gange.

VI. Literatur.

1. *M. Becquerel*, Influence de l'électricité sur la circulation de chara. Compt. rendus de l'Acad. de sc. 1837. p. 785. — 2. *Jürgensen*, Über die in den Zellen der *Valisneria spiralis* stattfindenden Bewegungserscheinungen. Stud. physiol. zu Breslau, herausg. v. *Heidenhain*. 1861. I. S. 87. — 3. *E. Brücke*, Das Verhalten der sog. Protoplasmaströmungen in den Brennhaaren von *Urtica urens* gegen die Schläge des Magnetelektromotors. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, naturw.-math. Kl. Bd. XCVI/II. S. 36. — 4. *Kühne*, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig 1864. S. 92. — 5. *Velten*, Über die Wirkung strömender Elektrizität auf Protoplasma. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. CXXIII/I. S. 343. — 6. *P. Lesage*, Actions indirectes de l'électricité sur la germination. Compt. rend. de l'Acad. de Sc., séance de 5 nov. 1906. — 7. *D'Arsonval et Charrin*, Influence de l'électricité sur la cellule microbienne. Arch. d. physiol. XXV. p. 664. — 8. *Spilker u. Gottstein*, Zentralbl. f. Bakteriell. u. Parasitenk. Bd. IX. 1891. — 9. *S. Krüger*, Über den Einfluß des konstanten elektrischen Stromes auf Wachstum und Virulenz der Bakterien. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 22. 1893. S. 191. — 10. *Möller*, Über die Einwirkung des elektrischen Stromes auf Bakterien. Zentralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. III. 1897. S. 110. — 11. *Elving*, Über eine Wirkung des galvanischen Stromes auf wachsende Wurzeln. Bot. Zeitg. 1882. Nr. 16. S. 257. — 12. *Kunkel*, Arbeiten aus d. bot. Inst. zu Würzburg. Bd. II 2. — 13. *Brunchorst*, Notizen über den Galvanotropismus. Bergens Museums Aarsberetning. 1888. p. 35. — 14. *M. G. Stalfelt*, Über die Schwankungen der Zellteilungsfrequenz bei den Wurzeln von *Pisum sativum*. Svensk Botanisk Tidskrift. Bd. 13. H. 1. 1919. — 15. *P. Lesage*, Faits de l'électroculture. Interprétation. — 16. *I. Müller-Hetling*, Über galvanische Erscheinungen an keimenden Samen. Arch. f. Physiol. Bd. 31. 1883. S. 193. — 17. *F. Pentimalli*, Influenza della corrente elettrica sulla dinamica del processo cariocinetico. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 28. S. 260—276. — 18. *McClendon*, Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 31. — 19. *F. Pentimalli*, Sulla carica elettrica della sostanza nucleare cromatica. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34. S. 444—451. — 20. *Homburger*, zitiert nach *Treviranus* (siehe 56). — 21. *Marats*: Recherches physiques sur l'électricité. p. 359. — 22. Allgemeine Thüringische Gartenzeitung. 1845. S. 171. — 23. *W. O. Helmert*, Zeitschr. f. deutsche Landwirte. 1859. S. 371. — 24. *Ross*, Annales agronomiques. T. VI. Paris 1880. p. 43. — 25. *Blondeau*, Comptes rendus. T. LXV. p. 304 u. 762. — 26. *A. Tschinkel*, Wiener Landwirtsch. Zeitg. 1882/1. p. 327. — 27. *Braune*, Magdeburger Zeitg. 1885. Nr. 539. — Ders., Zentralbl. f. Agrikulturchem. 1886. S. 131. — 28. *F. Holderfleiß*, Biedermanns Zentralbl. f. Agrikulturchem. 1885. S. 392. — 29. *Bruttini*, Azione dell'elettricità sui vegetali. Agricoltura Italiana. XV. Pisa 1889. p. 441—475. — Ders., Azione che esercitano la corrente della pila, la corrente d'induzione et l'elettricità. Le stazioni sperimentali agrarie italiane. Vol. XVIII. 1890. p. 58. — 30. *McLeod*, The effect of current electricity upon plant-growth. Tr. N. Zeal. f. 1892. XXV. p. 479. — 31. *Löwenherz*, Versuche über Elektrokultur. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. 1905. — 32. *G. Gassner*, Zur Frage der Elektrokultur. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1907. XXV. H. 1. — Ders., Über Elektrokultur. Vortrag 1911 (ohne nähere Angaben). — 33. *E. Bandl*, Moderne Probleme der Anwendung der Elektrizität in der Landwirtschaft. Verordnungsbl. d. österr. Bundesmin. f. Volksernähr. 1921. III. H. 9. — 34. *O. Dieterich*, Versuche über den Einfluß des elektrischen Stromes auf das Wachstum der Pflanzen. Umschau. 1920. H. 12. S. 226—228. — 35. *Malmbray*, zitiert nach *Wollny* (65). — 36. *Nollet*, Mémoires de l'Acad. des sc. 1745. p. 119 u. 133. Ebenda 1748. — 37. Ders.,

- Recherches sur l'électricité. 1749. p. 342. — 38. *Jallabert*, Expérience sur l'électricité. Vol. 8. Genève 1748. — 39. *Rose*, Comment. novus de Electric. 10. 1747. — 40. *C. H. Koestlin*, Dissertatio physica experimentalis de effectibus electricitatis in quaedam corpora organica. 1775. — 41. *Grandeau*, Comptes rendus. T. LXXXVII. 1878. p. 60, 285 u. 939. — 42. Ders., Chimie et Physiologie appliquées à l'Agriculture et à la Sylviculture. Paris 1879. p. 279. — 43. *Naudin*, Comptes rendus. T. LXXXIX/12. 1879. — 44. *Berthelon*, Journ. de phys. de l'abbé Rozier. T. XXXVI. 1789. p. 401. — 45. Ders., De l'électricité des végétaux. Paris 1783. — 46. *Gardini*, De influxu electricitatis atmosphaericae in vegetantia. Dissertatio. 1784. — 47. *Caromy*, Journ. de phys. de l'abbé Rozier. T. XXXIII. 1788. p. 339. — 48. *Vassili*, Giornale scientifico. T. III. 1788. — 49. *d'Ormay*, Journ. de phys. de l'abbé Rozier. T. XXXVI. 1789. — 50. *Rouland*, Journ. de phys. de l'abbé Rozier. T. XXXV. 1789. p. 1. — 51. *A. Rozières et Bilsborow*, 1797 (zitiert nach *Wolny*, 65). — 52. *Reuter*, Der Boden und die atmosphärische Elektrizität. Frankfurt a. M. 1833. S. 306. — 53. *Solly*, The Journ. of the horticult. Soc. of London. Vol. I. 1846. — Ders., Annales agrom. T. VI. 1880. p. 31 bis 46. — 54. *Fichter u. Söhne*, Agronom. Zeitg. 1861. S. 550. — 54a. *Vannmarum*, Journ. de phys. XLI. p. 218. — 55. *Sennebie*, Physiologie végétale. 1801. — 56. *Treviranus*, Physiologie der Gewächse. Bonn 1838. II. S. 709. — 57. *De Candolle*, Physiologie végétale. III. 1093. — 58. *Bischoff*, Lehrbuch der Botanik. 1835. II. S. 193. — 59. *A. v. Humbolt*, Aphorismen aus der chemischen Physiologie der Pflanzen. 1794. — 60. *Pfeffer*, Pflanzenphysiologie. Bd. II. Kap. VI/4. — 61. *Celi*, Annal. de Chim. et de Phys. V. Sér. T. XV. Oct. 1878. — 62. *Maccagno*, Comptes rendus des travaux du Congrès internat. des directeurs des stations agronomiques. Paris 1881. p. 453. — 63. *Ingenhaus*, Versuche mit Pflanzen (deutsch von *Scherer*. Wien 1790). — 64. Ders., Journ. de phys. de l'abbé Rozier. T. XXVII. 1785. p. 462. Ebenda T. XXXII. 1788. p. 332. — 65. *Wolny*, Über die Anwendung der Elektrizität bei der Pflanzenkultur. München 1883. Verlag Ackermann. — 66. Ders., Elektrische Kulturversuche. Forsch. auf d. Geb. d. Agrikulturphys. XVI. S. 243. 1893. — 67. *A. Aloï*, Malphigia. T. V. 1891. p. 116. — 68. *Chodat*, Effect de l'électricité statique sur la végétation. Arch. des sc. phys. et nat. III. périod. XXVIII. p. 478. — 69. *D. Joanesco*, Über die Ursachen der Blitzschläge in Bäume. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württ. 1893. S. 33—62. — 69a. *Elster u. Geitel*, Beiträge zur Kenntnis der atmosphärischen Elektrizität. Phys. Zeitschr. 1900. S. 245. — 69b. *Ernest u. Zäček*, Über die Wirkung der Koniferen auf die Leitfähigkeit der Luft. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss., math.-naturw. Kl. 1913. IX. S. 12. — 69c. *Tubeuf*, Die Gipfeldürre der Fichten. Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. I. 1903. S. 1—8. — *Tubeuf u. Zehnder*, Über die pathologische Wirkung künstlich erzeugter elektrischer Funkenströme auf Leben und Gesundheit der Nadelhölzer. Ebenda. 1903. S. 448—461. — 69d. *Molisch*, Das Treiben von Pflanzen mittels Radium. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1912. S. 121. — 70. *Lemstroem*, Elektrokultur. 1902. — 71. *Logde u. Neumann*, Referat. Kosmos 1914. — 72. *Hösterman*, Zeitschr. f. Elektrochem. XVI. — 73. *Kühn*, Referat. Elektr.-techn. Zeitschr. 1910. S. 380. — 74. *Gerlach u. Erbelein*, Illustr. Landwirtsch. Zeitg. v. 19. Febr. 1910. — 75. *Dies*, Arch. d. D. Landwirtschaftsrates, Berlin. Referat. Elektr.-techn. Zeitschr. XXXI. S. 294. — 76. *Breslau*, Zeitschr. f. Elektrochem. XVI. S. 557. — 77. *Kähler*, Phys. Zeitschr. IX. 1908. S. 258. — 78. *Trnka*, Referat. Elektr.-techn. Zeitschr. 1912. S. 1108 u. 1200. — 79. *E. Britton*, Electrian. LXXX. p. 625 u. 641. — 80. The Electrian. LXXXII. 1919. p. 374. — 81. L'industrie électrique. (Referat. Elektr.-techn. Zeitschr. 1920. S. 439.) — 82. *Stoppel*, Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Zeitschr. f. Botan. 1910. II. S. 369.

- 83. *Stoppel u. Kniep*, Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. Ebenda. 1911. III. S. 369. — 84. *Stoppel*, Über die Bewegungen der Blätter von *Phaseolus* bei Konstanz der Außenbedingungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1912. XXX. S. 29. — 85. Dies., Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren. Zeitschr. f. Botan. 1916. VIII. S. 609–684. — 86. Dies., Leitfähigkeit und Ionengehalt der Atmosphäre im geschlossenen Raum bei konstanten Licht- und Temperaturverhältnissen. Nachricht. d. kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen, math.-naturw. Kl. 1919. — 87. Dies., Die Pflanze in ihren Beziehungen zur atmosphärischen Elektrizität. Zeitschr. f. Botan. 1920. XII. S. 529–575. — 88. *H. A. Spoehr*, Variations in respiratory activity in relation to sunlight. Bot. Gaz. 1915. LIX. p. 366–386. — 89. *Knight u. Priestley*, The respiration of plants under various electrical conditions. Ann. of Bot. 1914. p. 135. — 90. *Benzär u. Fuchs*, Über die Wirkung der Radiumemanation auf den respiratorischen Gaswechsel. Zeitschr. f. exp. Pathol. u. Ther. 1913. XII. S. 364–367. — 91. *Falta u. Schwarz*, Wachstumsförderung und Radiumemanation. Berl. klin. Wochenschr. 1911. XIV. S. 605/606. — 92. *Lewy u. Plesch*, Berl. klin. Wochenschr. 1911. XIV. S. 606 bis 609. — 93. *Reinke*, Über Wachstumsuntersuchungen. Bot. Zeitg. 1876. IX. S. 132/133. — 94. *Tolomei*, Azione del magnetismo sullo germinazione. Mlp. VII. p. 470–482. — 95. *H. Friedenthal*, Über den Einfluß der Induktionselektrizität auf Bakterien. Zentralbl. f. Bakt. u. Par. 1896. I. Abt. Bd. XX. S. 505. — 96. *D'Arsonval et Charrin*, Electricité et microbes. Sem. méd. 1893. p. 228, 327, 341. — 97. *P. Lesage*, Action du champ magnétique de haute fréquence sur le *Penicillium*. Compt. rend. Acad. des sc., séance de 16 déc. 1907. — 98. Zitiert nach *Beard-Rockwell*, Elektrotherapie. 1873. — 99. *Legros u. Onimus*, European Medical News. January 1873 (?). p. 41 (zitiert nach *Beard-Rockwell*). — 100. *M. Rusconi*, Über künstliche Befruchtung an Fischen, und über einige Versuche in betreff künstlicher Befruchtung an Fröschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1840. — 101. *L. Lombardini*, Forme organiche irregolari negli uccelli e nei batrachii. Pisa, Tip. Nistri. 1868. — 102. *Fasola*, Azione di deboli indotte sullo sviluppo della ova di rana. Arch. p. l. sc. med. Vol. XI. p. 21. 1887. — 103. *Windle*, On the effects of Electricity and Magnetism on development. Journ. of Anat. and Physiol. 1895. XXIX. p. 346. — 104. *U. Rossi*, Sull'azione dell'elettricità nello sviluppo delle uova degli anfibi. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 4. 1896. S. 273. — 105. *W. Roux*, Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. 1885. Siehe Ges. Abh. Leipzig, Engelmann, 1895. Bd. II. S. 144. — 106. *P. Zannelli*, Ricerche sull'agglutinazione. Azione della corrente elettrica continua sui sieri agglutinanti. Ann. d'ig. Jahrg. 30. Nr. 7. 1920. p. 405–407. — 107. *St. Leduc*, Der elektrische Schlaf. Arch. f. physik. Med. u. f. med. Techn. 1909. V./1. — 108. *P. Liebesny*, Elektrophysiologische Studien zur Therapie der Lähmungen. Wien. med. Wochenschr. 1914. Nr. 26. — 109. *G. Bikeles u. L. Zbyszewski*, Über den Einfluß der Reizung des Gehirns mittels Wechselströmen auf das herzhemmende und das vasomotorische Zentrum, sowie auf die Atmung. Pflügers Arch. Bd. 182. 1920. S. 157–172. — 110. *St. Jellinek*, Elektrophysiologische Versuche mit Gleich- und Wechselstrom. Med. Klin. Jahrg. XVI. Nr. 44. 1920. S. 1128–1130. — 111. *Frütsch u. Hitzig*, Über die elektrische Erregbarkeit des Großhirns. Virchows Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 1870. S. 300. — 112. *Quetelet*, Météorologie de la Belgique. Bruxelles-Paris 1867. S. 213. — 113. *S. Arrhenius*, Einwirkung kosmischer Verhältnisse auf physiologische Verhältnisse. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. VIII. 1898. S. 367. — 114. *Gallus*, Die allgemeinen Ursachen der Anfallshäufungen innerhalb größerer Gruppen von Kranken. Zeitschr. »Epilepsie«. Bd. I/II. 1911. — 115. *Amman*, Untersuchungen über die Veränderungen in der Häufigkeit der epileptischen Anfälle und deren

- Ursachen. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatr. Bd. XXIV. S. 617. — 116. *Hellpach*, Die geopsychischen Erscheinungen. Leipzig, Engelmann. II. Aufl. 1917. — 117. *Czermak*, Über die elektrische Zerstreuung bei Föhn. Mitt. d. Akad. d. Wiss. Wien. 1901. Bd. XXVIII. — 118. *Schuster*, Die Krankheiten der Telephonangestellten (in *Weyls* Handb. d. Arbeiterkrankh. S. 2990.) — 119. *M. Leclercq*, Influence de l'électricité sur les êtres vivants. Sem. méd. 1893. p. 572. — 120. *Brunelli* u. *Schöner*, Referat auf d. IV. Int. Zool.-Kongr. Genf. Bericht v. *Friedländer* im Zool. Anz. XXVIII. 1904. — 121. *Mayer*, Carnegie Institution of Washington. Public. No. 105. 1909. — 122. Zitiert nach *Kammerer*, Variation und Variabilität. Handwörterb. d. Naturwiss. 1913. Bd. X. — 123. *Thorne-Baker*, Electrified chickens. Electricity as a growth stimulator. Scientific American. 1914. — 124a. *W. Roux*, Wirkung der Elektrizität auf die Richtung der Zellteilung. 1885, siehe Ges. Abh. II, S. 319. Leipzig, Engelmann, 1895. — 124b. Ders., Über die morphologische Polarisierung der Eier und Embryonen durch den elektrischen Strom sowie über die Wirkung des elektrischen Stromes auf die Richtung der ersten Teilung des Eies. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. 101. Abt. III. 1892. Auch in Ges. Abhandl. II. S. 541—763. Taf. VIII—X. 1895. — 124c. Ders., Über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den elektrischen Strom. Pflügers Arch. Bd. 63 u. 66. 1896 u. 1897. — 124d. Ders., Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. 1905. Roux' Vortr. u. Aufs. Nr. 1. S. 72, 210. — 124e. Ders., Anmerkung zu *Pentimallis* Abhandlung: Influenza della corrente elettrica usw. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 28. S. 274. 1909. — 124f. Ders., Meine entwicklungsmechanische Methodik. In: *Abderhaldens* Handb. d. biolog. Arbeitsmeth. Abteil. V. Teil 3. 1923. — 125. *Slater* bei *Windle*, 103. — 126. *Maggiorani*, Über den Einfluß des Magnetismus auf das befruchtete Ei. Allg. Wien. med. Zeitg. 1879. Nr. 36. — 127. *Herrmann*, Hat das magnetische Feld eine physiologische Wirkung? Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 43. 1888. S. 217. — 128. *A. Benedicti*, Sullo sviluppo delle uova di *Strongylocentrotus* nel campo magnetico. Zeitschr. f. allgem. Physiol. XVI. 1914. S. 37—41. — 129. *E. K. Müller*, Über das Prinzip der »Permea« Elektrotherapie. Zeitschr. f. Elektrotherapie u. physikal. Heilmeth. IV/11. — 130. *Beer*, zit. nach *Müller* 129. — 131. *Frankenhäuser*, zit. nach *Müller* 129. — 132. *Kahane*, Elektrodiagnostik u. Elektrotherapie. Urban u. Schwarzenberg, Wien-Berlin 1922. — 133. *Schnee*, Kompendium der Hochfrequenz. Nemnich, Leipzig, 1920. — 135. *Rannström*, Über osmotischen Druck und Eimembranfunktion bei den Lachsfischen. Acta zool. XVI. 1920. — 136. *Gray*, The relation of the animal cells to the electrolytes. I. A physiological study of the eggs of the trout. Journ. of Physiol. Vol. 53/5. 1920. p. 308—319. — 137. Ders., The relation of animal cell to electrolytes. Journ. of Physiol. Vol. 54. 1/2. 1920. p. 68—78. — 138. *Fr. Schmitt*, Systematische Darstellung der Doppel-embryonen der Salmoniden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 13. S. 34. 1901. — 139. *W. Hein*, Über die absolute Druckfestigkeit der Bachforelleneier. Allgem. Fischereizeitg. 1907. Nr. 16. — 140. Ders., Über die Wirkung von Druck, Fall und Stoß auf die Entwicklung der Bachforelleneier. Allgem. Fischereizeitg. 1907. Nr. 18 u. 19. — 141. Ders., Über die Wirkung plötzlicher Temperaturschwankungen auf Eier und Brut von Bachforellen. Allgem. Fischereizeitg. 1911. Nr. 23. S. 505. — 142. *Ch. R. Stockard*, The Development of *Fundulus heteroclitus* in solution of Lithiumchlorid. The Journ. of Exper. Zool. Vol. III/1. 1906. — 143. Ders., The Artificial Production of a Single Median Eye in the Fish Embryo by Means of Sea Water Solutions of Magnesiumchlorid. Arch. f. Entw.-Mech. XXIII/2. 1907. S. 249. — 144. Ders., The Influence of External Factors Chemical and Physical on the Development of *Fundulus heteroclitus*. The Journ. of Exper. Zool. Vol. IV/2. 1907. — 145. Übersicht in *J. Loeb*, Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig, Ambrosius Barth 1906. —

146. *Werber*, Experimental studies Aiming at the Control of Defective and Monstrous Development. The Anat. Record. Vol. IX/7. 1915. — 147. *Ders.*, Experimental Studies on the Origin of Monsters. Journ. of Experimental Zool. Vol. XXI/4. 1916. — 148. *J. Loeb*, The Blindness of the Cave faune and the Artificial Production of Blind Fish Embryos by Heterogeneous Hybridization and by Low Temperatures. Biol. Bull. Vol. XXIX. 1. July 1915. — 149. *J. S. Szymanski*, Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Tieren. Pflügers Arch. Bd. 158. 1914. S. 343—385. — 150. *Unger*, Die Pflanze im Momente der Tierwerdung. Wien 1843. — 151. *Herrmann*, Eine Wirkung des galvanischen Stromes auf Organismen. Pflügers Arch. Bd. 37. 1885. — 152. *Mach*, Grundzüge der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Wien 1875. — 153. *J. Breuer*, Über Galvanotropismus bei Fischen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. 114/III. 1905. — 154. *Biedermann*, Elektrophysiologie. Jena 1895. — 155. *Ders.*, Elektrophysiologie. Ergebn. d. Physiol. 1/2. 1902. — 156. *Herrmann*, Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Froschlarven im galvanischen Strom. Pflügers Arch. Bd. 39. 1886. — 157. *Herrmann* u. *Matthias*, Der Galvanotropismus der Larven von *Rana temporaria* und der Fische. Pflügers Arch. Bd. 57. 1894. — 158. *M. Verworn*, Allgemeine Physiologie. Jena, Fischer, 1914. IV. Aufl. — 159. *Thouvenin*, De l'influence des courants électriques continus sur la décomposition de l'acide carbonique. Revue gén. de Botanique. T. VIII. 1896. — 160. *Pollacci*, Influenza dell' elettricità sull' assimilazione clorofiliana. Bull. d. Soc. d. Sc. di Firenze del 12. marzo 1905. p. 94—98. — 161. *Ders.*, Sopra i metodi di ricerca quantitativa dell' amido contenuto nei tessuti vegetali. Atti del R. Inst. Bot. di Pavia. Serie 88. Vol. IX. — 162. *Ders.*, Atti Inst. Bot. di Pavia. Vol. VIII. 1905. — 163. *Ders.*, Elettricità e Vegetazione. Atti dell' Inst. Bot. di Pavia. Nuova Serie. Vol. XIII. 1907. — 164. *Koltonski*, Über den Einfluß der elektrischen Ströme auf die Kohlensäureassimilation bei Wasserpflanzen. Beihefte z. botan. Zentralbl. Bd. 23 I. 1908. — 165. *Marguerite Henrici*, Influence de la conductibilité de l'air sur la photosynthese. (Note préliminaire.) Arch. des sc. phys. et nat. Vol. 3. (V. per.) 1921. p. 276. — 166. *F. Schanz*, Das Sehen. Münch. med. Wochenschr. 1921. Nr. 43. S. 1390—1392. — *Ders.*, Wirkungen des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1919. Heft 9. S. 430. — 167. *Stoklasa*, Über die Radioaktivität des Kaliums und ihre Bedeutung in der chlorophyllhaltigen und chlorophyllosen Zelle. Biochem. Zeitschr. 108. S. 109—139. 1920. — *Ders.*, Biochem. Zeitschr. 108. S. 140—172. 1920. — *Ders.*, Biochem. Zeitschr. 108. S. 172—184. 1920. — 168. *Zwaardemaker*, Bedeutung des Kaliums im Organismus. Pflügers Arch. Bd. 173. S. 29. — 169. *Ferd. Scheminzky*, Über die verschiedene Empfindlichkeit der Forelleneier während ihrer Entwicklung gegenüber dem elektrischen Strom. Biochem. Zeitschr. Bd. 132. S. 154. 1922. — 170. *Ders.*, Über den Einfluß dauernder elektrischer Durchströmung auf Fische. Akad. Anz. d. Akad. d. Wiss. Wien. Nr. 11. Sitzg. v. 4. V. 22 (Math.-naturw. Kl.). — 171. *Knörrich*, zitiert nach *Wolterek*, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artänderung. Verh. d. deutsch. zoolog. Ges. 1909. — 172. *E. Fauré-Fremiet*, Variation périodique de la sensibilité de l'œuf de *Sabellaria alveolata* L. aux solvants des graisses. Compt. rend. Acad. Sc. 85. 36. p. 1051—1054. 1921. — 173. *Herlant*, Le cycle de la vie cellulaire chez l'œuf active. Arch. de Biol. Bd. 30/4. p. 517—600. 1920. — 174. *Blasius* u. *Schweizer*, Über Elektrotropismus und verwandte Erscheinungen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53.

Kausal-analytische Untersuchungen über das Auftreten vergrößerter Borsten und die Lage der Teilungszone bei *Pristina*.

Von

F. Hempelmann

(Leipzig).

Mit 9 Textabbildungen und 1 Kurve.

(Eingegangen am 19. Dezember 1922.)

Nachdem lange Zeit die Morphologie und besonders die Biologie der *Naididen* zugunsten systematischer Erörterungen im Hintergrund stehen mußte, hat man sich erfreulicherweise in den letzten Jahren wieder etwas eingehender den mit dem bei dieser Oligochätenfamilie auftretenden Fortpflanzungswechsel im Zusammenhang stehenden eigentümlichen Lebenserscheinungen zugewandt. Vorbereitet wurde dieses Interesse an der Biologie der *Naididen* vielleicht durch die faunistischen Arbeiten *Bretschers* über die Oligochäten der Schweiz von 1895/96, 1899, 1900, 1901 und 1903; vor allem wohl auch durch *Piguets* ausgezeichnete Beobachtungen an *Naididen* von 1906, 1909 und 1913. Schon in diesen Arbeiten wurde den in der Natur zu beobachtenden Fortpflanzungsverhältnissen der *Naididen* eine weitgehende Beachtung zuteil, wie denn auch *Schuster* in seinen morphologischen und biologischen Studien an *Naididen* von 1915 der Erörterung dieser Verhältnisse einen beträchtlichen Teil seiner Ausführungen gewidmet hat. Beschäftigen sich alle diese Arbeiten mit den Befunden, wie sie unmittelbar aus der Natur gezogen wurden, so sind nun in allerneuester Zeit auch auf diesem Gebiete die experimentellen Forschungsmethoden angewandt worden, durch die man in die Lebens Eigentümlichkeiten dieser so interessanten Oligochätenfamilie einzudringen versucht. Vor allem hat man da die Faktoren zum Objekt des Studiums gemacht, welche das Eintreten der Geschlechtsreife bedingen. So berichtet *Lipps* 1920 über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria lacustris*, *Stolte* 1921 über experimentell bewirkte Sexualität bei *Naididen*. Der letztere befaßte sich dann auch noch mit den eigentümlichen Gesetzmäßigkeiten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der *Naididen* (1921). Es darf jedoch nicht unerwähnt bleiben, daß bereits *Galloway* 1899 Zuchtversuche mit *Dero vaga* angestellt hat, die einen beachtenswerten Einblick in die Bedingungen der ungeschlechtlichen Vermehrung dieser

Art ergaben, ebenso wie Stoltz 1903 mit dem dieser Oligochätenfamilie immerhin verwandten *Aeolosoma* experimentierte, um eine etwaige Vererbung durch mechanischen Eingriff oder Veränderungen des Milieus erworbener Eigenschaften feststellen zu können.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen nun die Ergebnisse der genannten Forscher in einigen bisher weniger oder nicht beachteten Punkten ergänzen. Lipps experimentierte mit *Stylaria lacustris*, Stoltz mit *Nais variabilis* und teilweise auch *Nais elinguis*. Während es vor allem bei vielen *Nais*-Arten gar nicht so einfach ist, den Tieren solche Bedingungen zu verschaffen, in denen sie in gewünschter Weise gedeihen und sich vermehren, sind einige Arten der *Naididen*-Gattung *Pristina* sehr leicht zu halten. Es dienten daher Arten dieser Gattung als Objekte dieser Untersuchungen. Für die schon 1912 begonnenen Zuchtversuche mit isoliert gehaltenen Einzelindividuen erwies sich *Pristina longiseta* Ehrbg. als recht geeignet. Infolge der Teilnahme des Verf. am Krieg wurden die Versuche Ende 1914 unterbrochen und konnten erst 1919 wieder aufgenommen werden. Da es nicht gelang, die genannte Art wieder in der erforderlichen Individuenmenge zu erhalten, wurde neben *P. Foreli* Piguët nun in der Hauptsache *P. aquiseta* Bourne verwendet.

A. Die vergrößerten Borsten in den ventralen Bündeln des 4. und 5. Segments bei *Pristina aquiseta* Bourne.

I. Das Vorkommen vergrößerter Borsten nach den Angaben der Literatur.

Während *P. longiseta* Ehrbg. ohne weiteres an den stark verlängerten dorsalen Haarborsten des 3. Segments zu erkennen ist, so daß über die systematische Zugehörigkeit eines solchen Individuums zu dieser Art kein Zweifel auftreten kann, ist die Artbestimmung bei den übrigen, dieser verlängerten Borsten entbehrenden *Pristinen* nicht immer mit solcher Sicherheit zu ermöglichen, wie denn auch gelegentlich in der Literatur Zweifel darüber aufgetreten sind, ob die gefundenen Tiere einer der bekannten oder etwa einer neuen Art, zum mindesten einer besonderen Rasse, zugeteilt werden müssen. Von den hier zur Untersuchung gekommenen Arten ist *P. Foreli* Piguët (1906, S. 222; 1909, S. 175), abgesehen von den annähernd gleich großen Gabelzinken der dorsalen Nadelborsten, an der charakteristischen Form des Kopflappens nicht schwer zu unterscheiden. Für *P. aquiseta* Bourne gibt Michaelsen 1909 als hauptsächlichstes Erkennungszeichen an, daß die Hakenborsten in den ventralen Bündeln des 4. oder des 4. und 5. Segments stark vergrößert sind, so daß man sie fast als Riesenborsten bezeichnen kann, was bei den weiteren fünf von diesem Autor aufgezählten deutschen *Pristina*-Arten nicht der Fall sein soll.

Schon der erste Beschreiber *Bourne* (1891) spricht bei der von ihm neu aufgestellten *P. aquiseta* von der »häufigen« Anwesenheit sehr dicker Borsten in den ventralen Bündeln des 4. Segments, die er für Genitalborsten halten möchte. *Piguet* fand im Oktober in der Schweiz 21 Naididen, für die er 1906 (S. 219ff.) eine neue Art der Gattung *Naidium* O. Schm., nämlich *N. tentaculatum* n. spec. aufstellte. In seiner Arbeit von 1909 erkannte er dann, daß diese Naididen der Gattung *Pristina* Ehrbg. angehörten und wohl identisch mit der von *Bourne* beschriebenen *P. aquiseta* seien. Als einen der ausschlaggebenden Gründe für diese Ansicht führt er die erwähnte häufige Anwesenheit großer Borsten ventral im 4. Segment an und fügt hinzu: »Je crois que la communauté de ce dernier caractère a ici une grande importance, bien que *Bourne* ne l'ait pas constaté chez tous ses exemplaires, tandis que je ne l'ai vu jusqu'ici manquer chez aucun de ceux du port de Neuchâtel. *Bourne* considère à tort ces énormes crochets ventraux comme étant probablement des soies génitales.« *Piguet* meint weiter, es sei möglich, daß *Bourne* entweder zwei verschiedene Arten vor sich hatte, von denen nur die eine wirklich *P. aquiseta* war, oder daß die vergrößerten Borsten bei dieser Art selbst vielleicht nicht zu jeder Zeit vorhanden sein könnten. Er erinnert an *Macrochactina intermedia* Bretscher, bei welcher die meisten Exemplare in den ventralen Bündeln des 6. Segments eine auffallend stärkere und dreizinkige Borste besitzen, und bei der ebenfalls einzelne Individuen vorkommen, die an dieser Stelle nur die gewöhnlichen Borsten führen. Dann fährt er fort: »dans le cas de *M. intermedia* il ne s'agit pas non plus de soies génitales car aucun des spécimens ne montrait la moindre indication de développement sexuel«. Ferner soll nach *Piguet's* Meinung *Stephenson* (1909, S. 264—272) nach Abbildung und Beschreibung zwischen seinen Exemplaren von *P. longiseta* auch ein Individuum von *P. aquiseta* *Bourne* vor sich gehabt haben. *Stephenson* erwähnt daselbe unter seinen geschlechtsreifen Individuen als einziges, daß im 4. Segment ventral außergewöhnlich starke Borsten aufwies. *Piguet* betont nochmals, daß große Borsten an dieser Stelle für *P. aquiseta* *Bourne* charakteristisch sind, und gibt für *Stephenson's* abweichendes Individuum ähnliche Möglichkeiten an, wie vorher für *Bourne*, nämlich entweder sei eine andere Art dazwischen gekommen, oder *Bourne* habe recht damit, wenn er annimmt, große Borsten seien nicht immer im 4. Segment vorhanden, oder endlich, *Stephenson* habe vielleicht Exemplare vor sich gehabt, welche diese großen Borsten verloren hatten.

Die Frage wird noch verwickelter durch Befunde von *Michaelsen* (1909, S. 134). Dieser beschreibt unter dem Namen *P. tentaculata* *Piguet* zunächst Exemplare aus Vorderindien, welche sämtlich im 4. Segment ventral verstärkte Borsten besaßen, und die auch *Piguet* ohne weiteres

als identisch mit *P. aquiseta* Bourne anerkennt. Nun fand *Michaelsen* bei Hamburg Naididen, die er der gleichen Art zuzählt. Eines dieser Tiere aber besaß nicht nur im 4., sondern auch im 5. Segment ventral sehr große Borsten. Bei einem anderen Individuum fehlten die großen Borsten im 4. Segment. *Michaelsen* erörtert diese Frage bei Gelegenheit seiner Beschreibung von *Pristina* aus Columbia (1913, S. 210) noch einmal: »In einem Falle erkannte ich die ventralen Borsten des 5. (nicht des 4.) Segments deutlich vergrößert und dafür ihrer Anzahl nach reduziert (drei im Bündel). Die Vergrößerung ist nicht so beträchtlich, wie ich sie bei anderen Stücken dieser Art von Hamburg und von Vorderindien sah und wie sie *Piquet* von dem Original seines *Naidium tentaculatum* schildert.« Derselbe Autor fährt dann S. 211 fort: »Bei anderen columbianischen Stücken kommt eine Vergrößerung der Borsten des 5. Segments, ebensowenig wie derjenigen des 4., sicher nicht vor. Bei einigen wenigen blieb es mir zweifelhaft, ob vergrößerte Borsten vorhanden seien.« In den beigegeführten Bemerkungen meint *Michaelsen*, es sei doch nicht ganz sicher, ob diese *Pristina* von Columbia ohne weiteres mit *P. aquiseta* Bourne zu vereinigen sei, oder ob sie etwa als Varietät abgesondert werden müsse, da sie in der Ausstattung mit vergrößerten ventralen Borsten, »die hier sicher nicht allgemein auftritt, sondern nur bei einzelnen Individuen«, von *Piquets* Objekten abweicht. Er fährt dann aber fort: »Bemerkenswert erscheint mir, daß auch *Bourne* bei seinen Stücken eine Variabilität in dieser Bildung erkannte. *Piquet* will eine solche Auslegung nicht gelten lassen und meint, daß *Bourne* zwei verschiedene Arten vor sich gehabt habe. Nach meinen neuen Befunden ist diese Anschauung *Piquets* nicht aufrecht zu erhalten. Meine in dieser Hinsicht verschiedenen Untersuchungsobjekte gehören sicherlich einer und derselben Art an.«

Es muß hier noch erwähnt werden, daß *Piquet* (1909, S. 214) auf ein paar andere Merkmale hinweist, durch die seine Exemplare von *Bournes* Beschreibung abweichen. Das sind einmal die dorsalen zweispitzigen Nadelborsten, die *Bourne* wohl übersehen hat, und die Zahl der vorderen Blutgefäßschlingen. Die anderen Autoren gehen auf diese immerhin etwas schwierig festzustellenden Merkmale nicht ein. Merkwürdig erscheint folgende Angabe von *Michaelsen* (1913, S. 210) für seine *Pristinen* aus Columbia: »Die Segmente sind mehr oder weniger deutlich zweiringlich, mit längerem, die Borsten tragendem Vorderringel. Das 1. Segment ist wohl ausgebildet, nur wenig kürzer als das 2. Segment, scharf von dem letzteren abgesetzt und meist auch schon mit einer Andeutung von Zweiringlichkeit«. Von einer solchen Zweiringlichkeit der Segmente ist sonst in der Literatur nirgends die Rede, wie es auch auffällt, daß die Borsten im Vorderringel sitzen

sollen. Bei sämtlichen dem Verf. vor Augen gekommenen *Pristina*-Individuen war von einer Zweiringslichkeit nichts zu erkennen. Und die Borstenbündel liegen, dorsale und ventrale ziemlich auf gleicher Höhe, gerade dem Hinterrande der Segmente äußerst nahe.

II. Das Vorkommen vergrößerter Borsten nach eignen Untersuchungen und die Frage nach etwa mitwirkenden Faktoren.

1. Verschiedene Populationen zweier Aquarien. Liegen verschiedene Rassen vor?

Durch die im Vorstehenden angeführten Literaturangaben aufmerksam gemacht, wurde Verf. im Frühjahr 1920 darauf geführt, die *Pristina* seiner Zuchten auf die Borstenverhältnisse in den ventralen Bündeln des 4. und 5. Segments zu prüfen. Es handelte sich dabei einerseits um Exemplare, die im Februar 1919 in einem mit *Vallisneria* bepflanzten, etwa 25 l fassenden *Aquarium I* des Zool. Inst. gefunden wurden und die sich in diesem sich selbst überlassenen, in einem ungeheizten Raume stehenden Becken auch über die nächsten Jahre hinweg hielten. Sie wurden seinerzeit als *Pristina aquiscta* Bourne bestimmt. Ganz vereinzelt fanden sich auch *P. Foreli* Piguet in diesem Aquarium, charakteristischerweise, soweit sich dies durch oberflächliche Prüfung feststellen ließ, an anderen Stellen des aus feinem, mit Detritus gemischtem Sande bestehenden Bodenbelags, was also auf eine etwas voneinander abweichende Lebensweise beider Arten schließen läßt. — Die anderen, auf die in Frage stehenden Borstenverhältnisse mit jenen verglichenen *Pristina* wurden einer Zucht entnommen, die durch die im Jahre 1919 erfolgte Übersiedlung einer größeren Anzahl (gegen 80) von Individuen aus dem eben beschriebenen Aqu. I des Zool. Inst. in ein etwa 17 l fassendes, neu mit ausgewaschenem Sand versehenes und mit *Elodea* und *Myriophyllum* spärlich bepflanztes *Aquarium II* entstand. Dieses stand am Fenster eines in der kalten Jahreszeit zu meist geheizten Arbeitszimmers, dessen Luft auch im Winter niemals bis auf 0°C herabsank, während das Wasser im Aquarium des Inst. an besonders kalten Wintertagen zumindest an der Oberfläche mit einer Eisschicht bedeckt war. Auch dieses zweite Becken in dem Arbeitszimmer wurde sich selbst überlassen. Schnecken, *Limnaea*, *Planorbis* und zeitweise auch einige *Asellus* fanden sich in beiden Aquarien. Da die *Pristina* des frisch angelegten Aqu. II dem Aqu. I entnommen wurden, lag aller Grund vor, das Ausgangsmaterial als das Gleiche anzusehen. Hinsichtlich der Bepflanzung und damit wohl der Ernährung, namentlich aber hinsichtlich der Temperatur vor allem in der kalten Jahreszeit waren die Bewohner beider Aquarien unter verschiedenen Bedingungen. Dagegen waren die Bedingungen in jedem einzelnen der beiden Aquarien, nachdem deren Besetzung mit Tieren und

Pflanzen erst in ein gewisses Gleichgewicht gekommen war, abgesehen von der mit der Jahreszeit wechselnden Temperatur, wohl ziemlich konstant.

Im März 1920 wurden zum ersten Male Individuen aus jeder der beiden Zuchten auf die fraglichen Borsten geprüft. Bei derartigen Untersuchungen muß als ein Übelstand in Kauf genommen werden, daß die betr. Individuen, wie schon *Piquet* bedauernd hervorhebt, mit dem Deckglas zerquetscht werden müssen, da die Beschaffenheit der relativ kleinen Borsten nur auf diese Weise sicher festgestellt werden kann. Die Borsten wurden mit Zeiß Obj. Apochromat 4 und Komp. Okular 18 betrachtet und, soweit hier abgebildet, mit Zeichenapparat bei dieser Vergrößerung gezeichnet, sonst mit dem gleichen Objektiv und Komp. Okular 6 mit Okularmikrometer gemessen und verglichen. Dabei zeigte sich ein *merkwürdiger Unterschied zwischen den Individuen beider Zuchten*, der bald noch deutlicher zutage treten sollte. Es besaßen nämlich von den aus dem Aqu. I entnommenen Tieren die meisten im 5. Segment *ventral stark vergrößerte Borsten* und zwar immer je eine im Bündel. Dagegen wurden bei vielen Tieren aus Aqu. II im 5. Segment *weniger stark vergrößerte Borsten*, hier als mittlere bezeichnet, gefunden, von denen je 2 bis 3 im Bündel saßen, während einige Individuen überhaupt keine vergrößerten Borsten aufwiesen.

Die Erscheinung wurde nun weiter verfolgt und zu diesem Zwecke zu verschiedenen Zeiten des Jahres aus beiden Aquarien jeweils eine Anzahl von Pristinen entnommen und auf die Borstenbeschaffenheit der Vorderenden untersucht. Leider waren die Tiere der Zucht im Aqu. I im Dez. 1920 soweit an Zahl zurückgegangen, daß sich kaum noch vereinzelte Individuen nach langem Suchen finden ließen. Die Untersuchung der Borstenverhältnisse mußte für diese Zucht abgebrochen werden. Im Frühjahr 1921 wurden die Individuen im Aqu. I wieder zahlreicher. — Das Ergebnis der Untersuchungen ist nun folgendes.

Es ließen sich neben eigentlichen Riesenborsten noch andere, allerdings weniger auffallend vergrößerte Borsten feststellen, die hier als *große* und *mittlere* Borsten den gewöhnlichen, hier *kleine* genannten, gegenübergestellt werden können. Von 90 durchgesehenen Individuen des Aqu. I besaßen 71 = 79% Riesenborsten, und zwar durchweg in den ventralen Bündel des 5. Segments. Niemals fanden sich solche Riesenborsten im 4. Segment. Ob dabei gelegentlich im 4. Segment gegenüber den normalen kleinen Borsten wenigstens etwas vergrößerte, also als mittlere zu bezeichnende auftraten, wurde leider nicht beachtet, da solche meist nur durch den Vergleich unter dem Meßokular erkannt werden. Riesenborsten traten sicher nicht im 4. Segment auf, da solche durch ihre Dimensionen sofort beim Anblick unter dem Mikroskop

auffallen. Unter 90 Individuen aus *Aqu. II* besaßen 60 = 66,5% vergrößerte Borsten. Aber nur 6,5% sämtlicher 90 Individuen führten Riesenborsten im 5. Segment wie die Tiere aus *Aqu. I*. Weitere 6,5% zeigten auch eine Vergrößerung der Borsten im 5. Segment, doch handelte es sich da nur um mittlere Borsten. Die übrigen 53,5% dagegen besaßen große Borsten im 4. Segment. Bemerkenswert erscheint, daß 6,5% der Tiere sowohl im 4. wie auch im 5. Segment vergrößerte Borsten besaßen, wie es *Michaelsen* bei seinem Hamburger Exemplar gefunden hat.

Sofort tut sich natürlich die Frage auf: *Gehören die Tiere der beiden Populationen des Aqu. I und des Aqu. II ein und derselben Rasse an?* Wie bereits erwähnt, stammten die Bewohner des *Aqu. II* aus dem *Aqu. I*. Da eine große Anzahl (gegen 80 Stück) übersiedelt wurden, so ist die Frage von dieser Seite zu bejahen. Wie die entnommenen Proben zeigten, verhalten sich die Tiere des *Aqu. I*, soweit sie überhaupt vergrößerte Borsten aufweisen, einheitlich, sind also zweifellos Vertreter ein und derselben Rasse. Es ist also nicht anzunehmen, daß bei der Übersiedlung unter den 80 Individuen gerade die meisten einer anderen Rasse angehört hätten. Nach der Scheidung wurden die beiden Zuchten durchaus vor einer Vermischung bewahrt, zumal die Zucht I sich in einem Raume des Zool. Inst., die Zucht II sich in der Privatwohnung des Verf. befand. Es ist wohl die Annahme nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, daß zwar beide Male ein und dieselbe Rasse vorlag, die verschiedenen äußeren Bedingungen aber, unter denen die beiden Populationen standen und von denen vorher schon die Rede war, die Ursache des verschiedenen Verhaltens in bezug auf die Borstenbeschaffenheit gewesen sind. Man gewinnt den Eindruck, als hätten bei der einen Population die in Frage stehenden Borsten nicht die Ausbildungshöhe erreicht wie bei der anderen, wenngleich daneben auch noch der Wechsel in den Segmenten einhergeht. Die folgenden Ausführungen mögen einen Versuch bedeuten, der Frage kausal näher zu treten.

2. Einfluß des Lebensalters.

Bei 21% der Individuen aus *Aqu. I* und bei 27% aus *Aqu. II* sind überhaupt keine Riesenborsten oder große Borsten vorhanden. Man könnte denken, daß die vergrößerten Borsten erst bei einer gewissen Höhe des Lebensalters erworben würden, daß das nicht ganz erreichte Viertel aller Tiere, das keine solchen Borsten besitzt, junge Individuen darstelle, junge, d. h. solche, die sich eben erst vom Muttertier abgelöst haben. Eine geschlechtliche Vermehrung wurde nämlich bei den Zuchten während der ganzen Dauer der Untersuchungen niemals festgestellt, so daß sämtliche Individuen der Kulturen ohne wei-

teres als auf ungeschlechtlichem Wege entstanden anzusehen sind. In den neuen Segmenten der in den Teilungszonen angelegten Vorderenden der Tochterzoide treten vor allem gerade die ventralen Borsten sehr zeitig auf. Niemals, weder in den beiden in Frage stehenden Populationen, noch bei irgendeinem der vielen Hunderte von sonst durchgesehenen Individuen wurde beobachtet, daß sich diese zuerst entstandenen Borsten in den ventralen Bündeln des 3. bis 6. Segments der Tochterzoide an Dimensionen unterschieden hätten. Es sind da zunächst immer nur sehr kleine Borsten vorhanden. Somit ergibt sich ohne weiteres, daß *vergrößerte Borsten nicht von vornherein in den jungen Segmenten vorhanden sind, und daß große und Riesenborsten nicht vor Erreichung eines bestimmten Lebensalters und niemals vor der Ablösung vom Mutterzoid auftreten.*

3. Beziehungen der verschiedenen Borstengrößen zueinander.

Schon die Tatsache, daß wir bei den erwachsenen Würmern 3 bis 4 Größenklassen von Borsten unterscheiden können, läßt vermuten, daß die mittleren Borstengrößen gewissermaßen Übergänge von den kleinen zu den Riesenborsten sind. So finden sich denn auch bereits in den fertig ausgebildeten Vorderenden noch mit dem Mutterzoid verbundener Tochterzoide im 4. bzw. 5. Segment die ventralen Borsten oder einzelne von diesen merkbar größer, vor allem dicker als die der anstoßenden Segmente. Viel deutlicher ist eine solche Abstufung aber in den betr. Segmenten der Mutterzoide oder selbständiger, nicht in Teilung begriffener älterer Individuen. Da liegen oft neben noch vorhandenen kleinen Borsten bereits mittlere oder große, ja mitunter sogar auch Riesenborsten selbst. Es bedarf wohl nicht der Erwähnung, daß selbstverständlich ein weiteres Wachstum einmal ausgebildeter Borsten nicht stattfindet, sondern daß die Borsten, wenn sie eine zeitlang ihre Funktion versehen haben, durch neue ersetzt werden, die hier nun eben jedesmal merklich stärker als die vorigen sind. Daher gibt es auch keine allmählichen Übergänge zwischen den Größenklassen, sondern die Vergrößerung der Borsten geschieht stufenweise. Das Endziel sind dann die Riesenborsten im 5. Segment.

4. Anzahl und Größe der vergrößerten Borsten.

Über die Anzahl der Borsten in den in Rede stehenden Bündeln macht *Piguet* (1909) für *P. acquiseti* folgende Angaben: im 2. und 3. Segment je bis zu 5, im 4. Segment 1—4, meist 2, häufig 3, in einem Falle 4, vom 5. Segment an 2—7, meist 4—6. Das letztere wurde auch durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt. In bezug auf die Verhältnisse im 4. Segment sagt *Piguet*: »Dans un seul cas, il y en avait 4 (soies) dans l'un des faisceaux, et ces 4 soies, quoique très grosses l'étaient un peu moins que d'habitude et à dents

moins inégales; chez un autre exemplaire j'ai également vu que dans un faisceau de 3 soies, deux d'entre elles n'étaient pas aussi fortes que la troisième». Er hatte also im ersteren Falle keine Riesenborsten, sondern die hier als große bezeichneten, im andern Falle Riesenborsten und große, vielleicht auch große und mittlere vor sich. Somit decken sich seine Befunde durchaus mit den unseren aus *Aqu. II*. Bei den



Abb. 1.

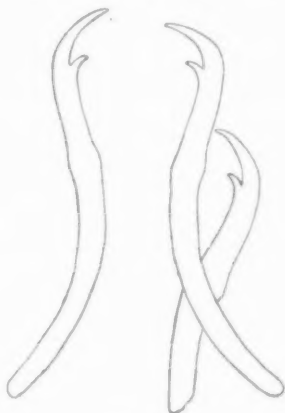


Abb. 2.



Abb. 3.



Abb. 4.

Individuen des *Aqu. I* fand Verf. jedoch in jedem ventralen Bündel des 5. Segments 1—3 Borsten, davon oft 1 oder 2 als Riesenborsten. Sehr häufig treten die Riesenborsten allein, ohne andere Borstenklassen daneben auf in der Zahl von 1 oder 2; nur in einem einzigen Falle war noch ein weiteres neugebildetes Vorderende einer dritten solchen Riesenborste neben 2 bereits fertigen vorhanden.

In Abb. 1 sind sämtliche Borsten der ventralen Bündel des 5. Segments eines Individuums aus dem *Aqu. I* dargestellt. Auf der rechten

Seite waren es 3 kleine und 1 mittlere, auf der linken 1 mittlere und 1 große Borste. Die definitive Größe der Riesenborsten aus dem 5. Segment eines Tieres derselben Population ist aus Abb. 2 zu sehen, die wie alle Borstenabbildungen hier bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet ist. Im rechten Bündel liegt neben der fertig ausgebildeten Riesenborste noch eine, die erst zur Hälfte fertig gestellt ist; der größte Teil des vom Nodus proximal gerichteten Abschnittes fehlt noch. Daß solche Riesenborsten direkt neben noch vorhandenen kleinen Borsten entstehen können, zeigt das in Abb. 3 abgebildete rechte Bündel des 5. Segments eines anderen Individuums aus Aqu. I, bei dem das linke Bündel übrigens genau die gleichen Verhältnisse aufwies. In Abb. 4 ist das rechte und linke Bündel des 4. Segments eines Individuums der anderen Population, aus Aqu. II dargestellt. Wir sehen rechts eine kleine und eine mittlere, links eine kleine, eine mittlere und eine große Borste. Diese letztere ist zugleich der Typus für die in dieser Population im 4. Segment überhaupt erreichte größte Stärke der Borsten. Über die durchschnittlichen Maße der verschiedenen Borstenklassen orientiert diese Tabelle:

Borstenklasse	Länge in μ	Dicke in μ
Riesenborsten	60—62	4—4,5
Große Borsten	52—56	3—3,5
Mittlere Borsten	48—50	2—2,5
Kleine Borsten	40—45	unter 2

5. Einfluß von Jahreszeit, Temperatur und Nahrung.

Betrachten wir die Befunde aus den beiden Populationen des Aqu. I und II darauf hin, wie sich das Auftreten vergrößerter Borsten über die Jahreszeiten verteilt, mit denen vor allem die Temperatur wechselte, während die Menge und Beschaffenheit der Nahrung in dem Detritus wohl einigermaßen konstant blieben, so ergibt sich, daß bei den Tieren des Aqu. I solche Borsten das ganze Jahr hindurch vorhanden sind. Bei den Tieren aus dem Aqu. II treten die vergrößerten Borsten im 4. Segment ebenfalls das ganze Jahr hindurch mit ziemlicher Regelmäßigkeit auf. Die vergrößerten Borsten im 5. Segment dagegen finden sich bei dieser Population vornehmlich im März und dann besonders Ende Juli, wo auch die Riesenborsten in diesem Segment auftreten, die dann nur noch einmal bei einem Individuum Ende November festgestellt wurden. Da die Population des Aqu. I im ungeheizten Raum dem Steigen und Sinken der Temperatur mit der Jahreszeit ungehindert ausgesetzt war, die vergrößerten Borsten im 4. Segment aber zu jeder Zeit, wo Proben entnommen wurden, an-

zutreffen waren, so ergibt sich, daß die Temperatur keinen Einfluß auf das Erscheinen dieser vergrößerten Borsten im 4. Segment hat. Umgekehrt waren die Temperaturschwankungen für die Population des Aqu. II im geheizten Raum nicht so groß, die Temperatur also konstanter, und trotzdem traten zu bestimmten Zeiten Riesenborsten im 5. Segment auf, während sich im Erscheinen der übrigen vergrößerten Borsten dieses Segments gegenüber Aqu. I kein Unterschied zeigte. Das scheint doch auf eine Art innerer Periodizität zu deuten, die wenigstens unter gewissen Bedingungen, wie sie im Aqu. II zufällig vorlagen, in die Erscheinung tritt.

6. Einfluß der Körpergröße.

Infolge der starken Kontraktilität der *Pristinen* läßt sich die Körpergröße, d. h. die Länge durch Messen nicht sicher festlegen. Dagegen gibt die Zahl der vorhandenen Segmente ein Mittel in die Hand, verschiedene Individuen der Größe nach zu vergleichen. Im Aqu. I besaßen manche Individuen mit nur 17 Segmenten bereits Riesenborsten. Und zwar handelte es sich dabei nicht etwa um solche Tiere, deren Segmentzahl durch eine eben erfolgte Teilung herabgesetzt wurde, vielmehr ließ ihr ganzer Habitus und der Durchmesser ihrer Segmente erkennen, daß sie wohl noch keine Teilung durchgemacht hatten. Dagegen wiesen andere Individuen mit 23 Segmenten und Teilungszone überhaupt keine vergrößerten sondern nur kleine Borsten auf. Ebenso besaßen im Aqu. II Individuen mit nur 13 Segmenten bereits große Borsten, während andere mit 42 Segmenten und vorgeschrittener Teilungszone lediglich kleine Borsten enthielten. Die Erreichung einer gewissen Körpergröße allein bedingt somit nicht den Besitz vergrößerter Borsten.

7. Beziehungen zur ungeschlechtlichen Vermehrung?

Es liegt nahe, zu untersuchen, ob die ungeschlechtliche Vermehrung (eine geschlechtliche wurde ja nicht beobachtet) einen Einfluß auf das Auftreten vergrößerter Borsten hat. Der Zeitpunkt, an welchem ein Individuum sich zum ersten Male zur ungeschlechtlichen Teilung anschickt, bedeutet wohl einen gewissen Abschnitt im Leben des Einzeltieres. Äußerlich erkennbar ist ein solches Tier an dem Vorhandensein von mindestens einer Teilungszone. Wie wir später sehen werden, fand die ungeschlechtliche Vermehrung in den beiden Populationen des Aqu. I und II das ganze Jahr hindurch fast in gleicher Weise statt. Besteht nun eine Beziehung zwischen dem Vorhandensein einer Teilungszone, d. h. also einem bestimmten physiologischen Zustand und der Anwesenheit vergrößerter Borsten? Die den beiden in Frage stehenden Populationen entnommenen Proben lassen folgendes entnehmen:

	Anzahl	
	Aqu. I	Aqu. II
untersuchte Individuen	90	90
davon: mit Zone	52	55
mit vergr. Borsten	71	60
mit vergr. Borsten und Zone	48	36
mit vergr. Borsten, keine Zone	23	24

Wir können somit sagen: *Nicht alle Individuen mit Teilungszone haben vergrößerte Borsten*, und: *Nicht alle Individuen mit vergrößerten Borsten haben eine Teilungszone*. Leider wird das Resultat bei den Tieren ohne Teilungszone deshalb getrübt, weil bei der Aufstellung dieser Tabelle kein Unterschied gemacht wurde zwischen solchen, die eben ganz jung aus einer Teilung hervorgegangen sind und noch keine Zone besitzen und alten Individuen, die bereits vergrößerte Borsten aufweisen, aber gerade im Augenblick der Untersuchung keine Teilungszone besaßen, weil sich vielleicht eben vorher erst ein Tochterzoid von ihnen abgelöst hatte.

Von den 52 Tieren aus Aqu. I, welche eine Teilungszone besitzen, weisen 48, das sind 92%, große Borsten auf. Der Zusammenhang, der sich zwischen beiden Erscheinungen hier zu ergeben scheint, wird bei den entsprechenden Tieren aus Aqu. II mindestens unsicherer. Dort haben 55 Individuen mit Zone nur 36 gleichzeitig auch vergrößerte Borsten, das sind 65%; allerdings immer noch reichlich mehr als die Hälfte. Nun sind bei dieser letzteren Zahl sowohl die Individuen berücksichtigt, welche vergrößerte Borsten im 4. Segment, als auch die, welche solche im 5. Segment aufweisen. Ziehen wir diejenigen Tiere, welche im 5. Segment Riesenborsten besitzen, also denen der Population des Aqu. I völlig gleichen, allein in Betracht, so haben alle 6 dieser Würmer auch eine Zone, also 100%. In dieser Hinsicht herrscht somit eine Übereinstimmung mit den Tieren aus Aqu. I.

Da nur 28 von 55 Individuen mit Zone aus Aqu. II vergrößerte Borsten im 4. Segment besitzen, das sind also 51%, so scheint für diese Borstenkonfiguration der Zusammenhang mit der ungeschlechtlichen Vermehrung fraglich. Geht man aber bei der Betrachtung von den Individuen mit vergrößerten Borsten aus, so besitzen von den 71 aus Aqu. I 48 eine Zone, das sind 68%, von den 60 aus Aqu. II 36, das sind 60%. Also auch hier auf jeden Fall wieder mehr als die Hälfte. Da wir in diesem Zusammenhang das Vorhandensein einer Teilungszone nur als den äußerlich sichtbaren Ausdruck eines bestimmten physiologischen Zustandes ansehen wollen, so dürfen wir diese letzten Prozentzahlen mit Gewißheit sogar noch erhöht denken, wenn wir als in diesem Zustand noch befindlich die Tiere mit hin-

zurechnen, von denen sich eben gerade ein Tochttertier abgelöst hat, und die infolgedessen nicht immer schon wieder eine neue Teilungszone angelegt haben. Wie schon vorher bemerkt, befinden sich unter den Individuen ohne Zone sicher eine ganze Anzahl dieser eben geschilderten und vermehren in der betr. Rubrik die ohnehin nicht beträchtliche Zahl der Tiere ohne Zone aber mit vergrößerten Borsten. Die ungeschlechtliche Vermehrung ging in dem im Durchschnitt bei höherer Temperatur gehaltenen Aqu. II wohl auch etwas lebhafter vor sich als in dem kälteren Aqu. I, wie auch die Zahlen der Tiere mit Zone es andeuten.

Wenn natürlich auch *kein direkter* Zusammenhang zwischen der ungeschlechtlichen Vermehrung und dem Auftreten vergrößerter Borsten besteht, so weisen die Ergebnisse der Untersuchung doch darauf hin, daß beide Erscheinungen zu einem großen Teile von denselben Faktoren abhängen, da sie in einer großen Zahl der Fälle gleichzeitig manifestiert sind. Am einfachsten erscheint auch hier wieder die Annahme, daß die Erreichung eines gewissen Lebensalters die Grundbedingung für beide Erscheinungen ist.

8. Beziehungen zur geschlechtlichen Vermehrung. Handelt es sich um Genitalborsten?

Noch eines ist hinsichtlich der vergrößerten Borsten nicht außer acht zu lassen. Sollte ihr Auftreten mit der geschlechtlichen Vermehrung im Zusammenhang stehen, vielleicht die Einleitung des betreffenden physiologischen Zustandes gewissermaßen äußerlich markieren? Die Autoren, welche vergrößerte Borsten bei *P. acquista* erwähnen, fanden dieselben immer in den ventralen Bündeln des 4. Segments. So Bourne, Piguet, Stephenson, auch Michaelsen bei Exemplaren aus Vorderindien und Hamburg. Nur der letztere Forscher fand vergrößerte Borsten auch im 5. Segment bei Tieren aus Hamburg und Columbia.

Vergrößerte Borsten in bestimmten Segmenten sind bei den Oligochäten im allgemeinen und bei den *Naididae* besonders nicht selten. Sie liegen in dem Abschnitt des Vorderendes, der bei eintretender Geschlechtsreife die Geschlechtsorgane und deren Ausführungsgänge birgt, und werden deshalb allgemein als *Geschlechtsborsten* angesehen. Bei den *Naididae* finden sie sich, soweit bekannt, durchweg im 6. Segment im Zusammenhang mit den männlichen Geschlechtsausführungsgängen. So bei *Ophidonais*, *Paranais*, *Dero*, *Vejdovskyella*, *Macrochaetina*, *Nais*, *Stylaria*. Auch bei *Pristina longiseta* fand sie Frank Smith (1896 S. 397) zu einem Paar jederseits an Stelle der gewöhnlichen Ventralborsten. Er beschreibt sie folgendermaßen: »These genital setae are bifid at the outer extremity and chaped much like ordinary setae,

but are somewhat straighter and about half longer«. *Stephenson* (1909) erwähnt sie bei der Beschreibung derselben Art ebenfalls: »In two specimens modified genital setae were seen. In one case they were on the sixth segment, two in number on each side, and of the shape shown in fig. 33. In the other (das ist das von *Piquet* vielleicht mit Recht für eine *P. aquiseta* gehaltene Exemplar) the setae of the sixth segment were not modified, but those of the fourth, though of the usual type, were extraordinarily massive, being slightly longer and twice as thick as normal form; the forking of the distal end was much more unequal, and the curve sharper than usual: it is however, possibly incorrect to call these genital setae¹⁾. Both specimens were well advanced as regards the development of the genital organs, and resembled the stage shown in fig. 39.« — Diese vergrößerten Borsten im 6. Segment von *P. longiseta* nehmen insofern eine besondere Stellung gegenüber den Genitalborsten des übrigen *Naididae* ein, die sonst stets mit der Mündung der Atrien in Beziehung stehen, bzw. in demselben Segment wie jene liegen, als sie sich hier 2 Segmente weiter vorn befinden. *Piquet* (1906 S. 294) betont denn auch ausdrücklich, daß bei *Pristina* die männlichen Ausführungsgänge nicht von Genitalborsten gefolgt werden.

Es scheint somit von einiger Wichtigkeit, ob die vergrößerten Borsten im 6. Segment von *P. longiseta* und dieselben im 4., bzw. 5. Segment von *P. aquiseta* Genitalborsten sind oder wenigstens als den sogenannten Genitalborsten der übrigen *Naididae* homologe Borsten angesehen werden dürfen. Wäre das der Fall, so würde diese Gattung hinsichtlich der Segmente, wo diese Borsten auftreten, eine Ausnahme in der ganzen Familie darstellen. Wir müssen aber bedenken, daß in der Gattung *Pristina* die Geschlechtsorgane selbst anders gelagert sind, als es sonst in der Familie üblich ist. Bei den übrigen *Naididae*, soweit sie geschlechtsreif gefunden wurden, liegen die Spermatien im 5., die Ovarien im 6., die Receptacula im 5., die Atrien im 6. Segment. Nur bei *P. longiseta* und, falls das eine Exemplar *Stephenson's* wirklich eine solche war, auch bei *P. aquiseta* sind alle diese Organe und ebenso auch das Clitellum um 2 Segmente nach hinten verschoben. Leider sind von *P. aquiseta* noch keine weiteren geschlechtsreifen Individuen bekannt geworden, so daß wir über die Lage der betreffenden Organe bei dieser Art nichts sicheres aussagen können. Trotz der Verschiebung der Geschlechtsorgane bei *P. longiseta* um 2 Segmente nach hinten liegen die vergrößerten Borsten dieser Art im 6. Segment, d. h. an der Stelle, wo sich bei den übrigen *Naididae* die Genitalborsten befinden. Bei *P. aquiseta* fanden wir die Riesen-

¹⁾ Vom Verf. hervorgehoben.

borsten immer im 5. Segment, die übrigen vergrößerten Borsten in demselben und im 4. Segment. Sollte dieses Verhalten nicht darauf hindeuten, daß sich in dieser Gattung nach der durch die Rückverlagerung der Geschlechtsorgane einmal erfolgten Loslösung der Geschlechtsborsten von diesen ein allmähliches Vorwärtswandern dieser vergrößerten Borsten konstatieren läßt, indem dieselben bei *P. longiseta* noch an der ursprünglichen Stelle im 6. Segment, bei *P. aquiseta* bereits im 5. Segment liegen, während sich bei letzterer Art häufig schon im 4. Segment ihre Bildung vorbereitet? Dabei kommt es zunächst im 4. Segment nur erst zur Entstehung der hier als »große« bezeichneten Borstenklasse. Diese Verschiebung nach vorn zu erscheint noch nicht abgeschlossen, zum mindesten noch nicht gefestigt.

Michaelsen (1908) betont zwar, daß bei der Familie der Naididae der Geschlechtsapparat in seinem Aufbau und seiner Lage sowohl individuell wie systematisch durchaus fixiert sei. Es möge hier aber auf eine Beobachtung von Piguet (1909, S. 190) hingewiesen sein, der bei *Nais elinguis* und *N. simplex* außer dem normalerweise im 5. Segment gelegenen Paar von Spermatheken ein weiteres, allerdings kleineres Paar im 4. Segment, und bei *N. obtusa* außer dem Paar im 5. Segment eine einzelne Spermatheke auf der rechten Seite im 4. Segment fand. Der schweizer Forscher erwähnt zugleich eine Beobachtung Timms (1883), der bei *N. elinguis* ebenfalls außer dem Paar im 5. rechts im 4. Segment eine einzelne Spermatheke antraf.

Wenn auch Piguet und Stephenson die vergrößerten Borsten im 4. Segment bei *P. aquiseta* nicht gern als Genitalborsten ansprechen möchten und wir dieselben ebenso wie jene Forscher bei Individuen fanden, die keine Spur irgendwelcher Geschlechtsorgane zeigten, so ließe sich doch denken, daß es gerade diese Borsten sind, die zuerst oder am leichtesten von den sonst die Geschlechtsreife hervorrufenden Bedingungen zur Ausbildung gebracht werden. So erklärte sich auch die Tatsache, daß sie nicht bei sämtlichen Individuen der Art, die man zu einunddemselben Zeitpunkt einer Population entnimmt, vorhanden sind. In neuerer Zeit hat sich besonders Stolte um die Begründung dieser Faktoren bemüht. Als Grundbedingung für das Eintreten der Geschlechtsreife bei *Nais* führt er hohe Nahrungskonzentration und hohen Sauerstoffgehalt an, wobei die höhere Temperatur begünstigend wirken soll. Hohe Temperatur und gute Ernährung sind aber nach demselben Autor die Bedingungen für eine schnelle ungeschlechtliche Vermehrung. Vielleicht erklärt sich so das von uns gefundene immerhin weitgehende Zusammenfallen des Auftretens der vergrößerten Borsten mit der Teilungszonenbildung. Die erwähnten günstigen Bedingungen waren einigermaßen erfüllt, veranlaßten die schnelle ungeschlechtliche Vermehrung und bewirkten zugleich die

Tendenz zur geschlechtlichen Vermehrung. Aber sie reichten nicht aus, um die letztere, bei *Pristina* wohl nur schwer zur Entwicklung zu bringende wirklich voll in die Erscheinung treten zu lassen, sondern erregten den betreffenden physiologischen Zustand nur soweit, daß bei den meisten der Individuen zunächst das erste Anzeichen der erstrebten Geschlechtsreife, die vergrößerten Borsten erzeugt wurden.

Es bleibt noch eine andere Möglichkeit, die eigenartige Erscheinung zu deuten. Das wäre die, daß nach dem Aufgeben des räumlichen Zusammenhanges zwischen den Geschlechtsorganen und den Genitalborsten bei *Pristina* die letzteren auch ihren ausschließlichen Geschlechtscharakter, den sie bis dahin besaßen, verloren haben oder im Begriffe stehen, ihn zu verlieren, und bei gewissen Arten, vor allem bei *P. aquiseta* gerade dabei sind, ein auch für den ungeschlechtlichen Zustand derselben charakteristisches Artmerkmal zu werden. Es ließe sich denken, daß dann gleichzeitig ein Funktionswechsel dieser Borsten stattfände. Über die Funktion der Genitalborsten der Naididae ist ohnehin nichts näheres bekannt. Schuster (1915) fand bei *Vejdovskyella comata* an der Basis der Genitalborsten starke Muskeln und meint deshalb, diese Borsten seien wie eine Art Haftorgane zur Sicherung der Befruchtung da, indem sich die Tiere bei der Begattung mit ihnen nicht nur aneinander festhaken, sondern dieselben »aller Wahrscheinlichkeit nach sogar in das receptaculum seminis einführen«, um das Sperma an ihnen entlang fließen zu lassen. Leider gelang es dem genannten Autor nicht, die Tiere in Copula zu fixieren, so daß wir über die Funktion jener Borsten schließlich doch immer nur auf Mutmaßungen angewiesen sind. So wissen wir auch nicht, ob solche vergrößerte Borsten, wenn sie zur Sicherung der Befruchtung dienen sollen, notwendig mit den Geschlechtsorganen oder gar mit den männlichen Ausführungsgängen in räumlich engster Beziehung stehen müssen, oder ob sie etwa auch dann noch, wenn sie sich einige Segmente von jenen entfernt vorfinden, bei der Begattung helfend mitwirken können. Ist das nicht der Fall, so würden sie ihren Geschlechtscharakter völlig eingebüßt haben.

Kommen wir noch einmal auf das verschiedene Verhalten der beiden Populationen der Aqu. I und II zurück, so würde, wenn unsere eben angestellten Betrachtungen durch fernere Beobachtungen eine Stütze fänden, nichts dagegen sprechen, dieselben einundderselben Art und Rasse zuzurechnen, deren Individuen sich infolge der in beiden Aquarien etwas verschiedenen Bedingungen eben in dieser Tendenz zur Bildung jener vergrößerten Borsten verschieden verhielten. Da sich beide Populationen in bezug auf die im folgenden behandelte ungeschlechtliche Vermehrung ganz gleich verhielten, sind sie hier des weiteren als eine Art und Rasse angesehen worden.

B. Zur ungeschlechtlichen Vermehrung von *Pristina*.

I. Die Teilungszone liegt intrasegmental.

Der wegen der Vorbildung von Teilungszonen als Paratomie zu bezeichnende Teilungsmodus von *Pristina* ist von *Piguet* u. a. bereits beschrieben worden. Dagegen widersprechen die älteren Beobachter einander hinsichtlich der Lage der Teilungszone bei den Naididae, ob dieselbe zwischen zwei Segmenten auftritt oder innerhalb eines Segments, und auch die Angaben moderner Forscher sind derartig, daß es kaum gelingt, sich aus der Literatur eine klare Vorstellung von den wirklichen Verhältnissen zu machen. Nach *Schultze* (1849) liegt die Teilungszone an der Grenze zweier aneinander stoßender Metameren an, also nicht innerhalb eines Segments. *Perrier* (1872) beschreibt, wie sich die Zone bei *Dero obtusa* in der Mitte der Einschnürung zwischen zwei Segmenten anlegt, um sich von da aus über beide von ihr getrennte Segmente auszudehnen. Bei *Leuckart* (1851), dessen Ansichten auch *Semper* (1876) teilt, lautet es wieder etwas anders. Nach diesen Autoren schiebt sich die Teilungszone bei ihrer *Nais proboscidea*, also *Stylaria lacustris*, zwischen zwei aufeinanderfolgende Metameren ein. Die Einschnürung zwischen Vorder- und Hinterzoid in der Mitte der Zone entspricht aber nicht der Einschnürung zwischen zwei Segmenten des Muttertieres. Etwas anschaulicher beschreibt *v. Kennel* (1882) die Lage der Zone von *Ctenodrilus pardalis* unmittelbar hinter einem Dissepiment, somit also innerhalb eines Segments. *Bourne* (1891) verlegt die Zone der Naididae und so auch die von *Pristina aquiseta* wieder zwischen die Segmente. Das gleiche ist der Fall nach *Frank Smith* (1896) bei *Pristina longiseta*, wo die Zone zwischen zwei Segmenten liegen soll. *Von Bock* (1897) beschreibt die Zone bei *Chaetogaster* als in den Dissepimenten liegend, also zwischen den Segmenten. Seine Abb. 14 Taf. VI soll das sich spaltende Dissepiment zeigen. Gegen diese Auffassung wendet sich *Galloway* (1899), der auf Grund seiner Befunde an *Dero vaga* glaubt, die Zone liege ohne jeden Zweifel in der Mitte eines Segments, und *v. Bocks* Figur stelle lediglich eine Neubildung von Segmenten in der Teilungszone dar. Das Dissepiment, das die Teilungszone nach hinten abgrenzt, wird bei *Dero* zum Septum zwischen dem 4. und 5. Segment des Hinterzooids, während dessen Septum $\frac{3}{4}$ in der Teilungszone neugebildet wird. *Wetzel* (1902) untersuchte die Teilung von *Chaetogaster diaphanus* und betont nun wieder, daß die Zone immer mit einem Dissepiment zusammenfällt und demgemäß zwischen zwei Segmenten liegt. *Dalla Fior* (1909) studierte die ungeschlechtliche Vermehrung von *Stylaria lacustris*, wobei er seine völlige Übereinstimmung mit den Angaben *Sempers* in bezug auf die äußeren Erscheinungen des Vorganges

hervorhebt. »Die Zone entsteht immer an der Grenze zwischen zwei aneinander grenzenden Segmenten und stellt einen durch interkalares Wachstum erzeugten Ring dar, welcher, wenn er ungefähr die Länge eines normalen Segmentes erreicht hat, sich durch eine zuerst die Epidermis betreffende Einschnürung in zwei ungleiche Teile spaltet.« Leider enthält die Arbeit dieses Autors nur Abbildungen von Querschnitten durch die fraglichen Region. Auch *Piquet* schreibt noch in seiner Arbeit von 1913 von der Gattung *Nais*: »Il apparaîtra une zone de bourgeonnement entre deux segments vers le tiers postérieur du corps en général.« Und ebenso sagt er in der Anmerkung auf S. 113, daß die Zone nach vorn rücken kann bis »entre le 10^e et le 11^e segment« und nach hinten bis »entre le 24^e et le 25^e segment«. Eine Bemerkung von *Lipps* (1920) in seiner Arbeit über *Stylaria lacustris* deutet darauf hin, daß auch dieser Autor die Zone zwischen die Segmente verlegt. Die betreffende Stelle lautet nämlich: »Als erster optischer Ausdruck für die beginnende Einschnürung bei *Stylaria lacustris* macht sich ungefähr in der Mitte des Individuums zwischen zwei Segmenten ein dunkler Querstrich bemerkbar«. *Stolte* (1921) endlich verweist bezüglich der Lage der Zone lediglich auf *Semper* und *Dalla Fior*.

Bei dieser Sachlage schien es angezeigt, die fraglichen Verhältnisse bei *Pristina* noch einmal nachzuprüfen. Es ergab sich dabei zweifelsohne, daß die Zone innerhalb eines Segmentes, und zwar dicht hinter dem dasselbe nach vorn abgrenzenden Septum, angelegt wird. Bei *Stylaria lacustris*, die ebenfalls daraufhin untersucht wurde, ergab sich genau das gleiche. Bereits an der lebenden *Pristina*, noch besser an gefärbten Totoppräparaten kann man deutlich feststellen, daß die Zone an der bezeichneten Stelle liegt. Sowohl die Ektodermverdickung als auch die Wucherung des Mesoderms treten innerhalb eines Segmentes auf, nicht zwischen zwei Segmenten. Etwas vor der Mitte der die Teilungszone darstellenden Wucherung tritt die spätere Grenze zwischen dem Hinterende des Vorderzoids und dem Vorderende des Hinterzoids auf. Am sinnfälligsten zeigen das natürlich Längsschnitte frontal durch die betr. Körperregion.

Abb. 5 ist ein Frontalschnitt durch die Segmente 13–16 eines Tieres mit der noch wenig entwickelten Zone im 15. Segment. Dagegen ist die Zone des in Abb. 6 dargestellten Schnittes, die ebenfalls im 15. Segment liegt, bedeutend weiter vorgeschritten. Hinter dem alten 14. Segment sind gegen 6 neue Schwanzsegmente des Vorderzoids angelegt und in dem neugebildeten Kopfende des Hinterzoids sind bereits die 6 ventralen Borstenbündelpaare der Segmente 2–7 ausgebildet. Beide Schnitte zeigen, daß die Zone unabhängig von dem vorhergehenden Dissepiment, es ist in beiden Fällen das Septum 14/15, ihre Entwicklung nimmt. Bemerkenswert ist die blasige Auftreibung der

Entodermzellen des dem Zonensegment voraufgehenden Segments 14 in beiden Schnitten. — Ausdrücklich soll darauf hingewiesen werden, daß

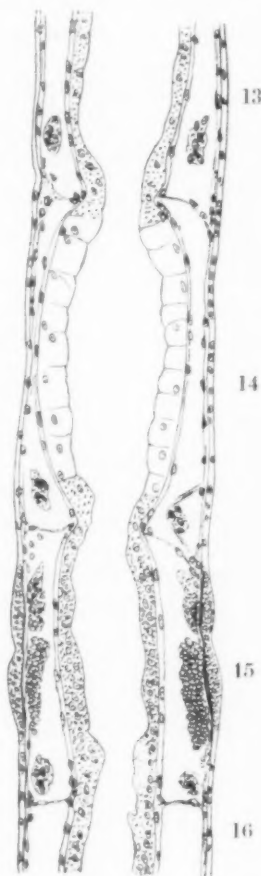


Abb. 5.

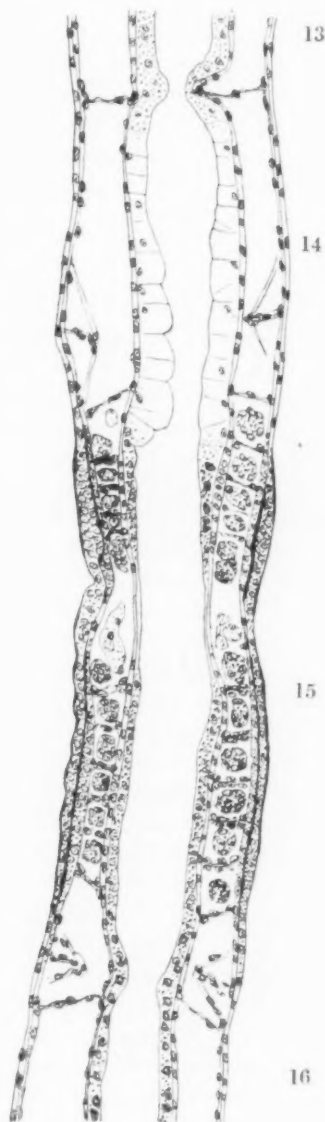


Abb. 6.

es sich hier lediglich um die Feststellung der Lage der Zone im Verhältnis zu den Segmenten handelt, ob inter- oder intrasegmental. Es ist hier völlig außer Betracht gelassen, ob etwa der Anstoß zu der Vermehrung der betr. Zellen, durch welche die Zonenbildung eingeleitet wird, von Zellen ausgehen sollte, die in oder an dem Dissepiment liegen, welches das Zonensegment nach vorn hin abgrenzt.

Wenn somit bei *Pristina*, und wohl bei den Naididae überhaupt, die Teilungszone innerhalb eines Segments angelegt wird, so ist in dieser Arbeit doch für die Angabe der Lage der Zone die in der Literatur bisher übliche beibehalten worden, nach welcher es heißt, die Zone liegt »hinter« dem n ten Segment. Auf diese Weise bleiben die Angaben der früheren Autoren ohne weiteres mit diesen vergleichbar. 16/10 z. B. bedeutet hier, die Zone liegt »hinter« dem 16. Segment eines Tieres, dessen Hinterzoid 10 fertig ausgebildete Segmente besitzt, wobei wir nun wissen, daß die Zone im 17. Segment liegt.

II. In welchen Segmenten tritt die Teilungszone auf?

a) Historisches.

Bourne (1891) hat die Zahl der Segmente, welche vor der ersten Teilungszone liegen, mit n bezeichnet. Er hielt die Zahl n für konstant innerhalb der Art. In der Knospungszone Z unterschied er die regenerierenden Schwanzsegmente des Vorderzoids mit der Zahl z von den neuen Kopfsegmenten z^1 des Hinterzoids, so daß $Z = z + z^1$. Während z eine unbestimmte Anzahl von Segmenten umfaßt, ist z^1 , wie *Bourne* schon richtig feststellte, für die Gattung konstant. Bei *Pristina* ist $z^1 = 7$, bei den übrigen Naididae = 5. Wir konstatieren also auch hierin bei *Pristina* eine Verschiebung um 2 Segmente nach hinten gegenüber den anderen Naididen, wie eine solche bereits hinsichtlich der Lage der Gonaden und der einzelnen Teile des Geschlechtsapparates erwähnt wurde. Bemerkenswert ist, daß durch diese Verhältnisse erreicht wird, daß sowohl bei *Pristina* wie bei den übrigen Naididen der männliche Geschlechtsapparat des Tochterzoids in dem in der Teilungszone neu entstehenden Teil des Tieres liegt, während der weibliche in dessen alten Segmenten ausgebildet wird. *Galloway* (1899) hat gelegentlich seiner Untersuchungen an *Dero vaga* bereits darauf hingewiesen, daß die Ovarien sich aus dem Material eines ursprünglichen Segments, die Hoden dagegen aus dem neuen Zellmaterial der Zone entwickeln. Wir sehen also, daß die Zahl z^1 und die Lage der Geschlechtsorgane in einem gewissen Zusammenhange stehen.

Bourne nannte die vordersten Segmente der Naididen, an denen sich gewisse Eigentümlichkeiten finden und denen die Rückenborsten fehlen, »cephalized segments« und hielt ihre Anzahl fälschlich für konstant in der Gattung. Die Deutungen, welche man seither dieser »Cephalisation« oder diesen »Mund- und Schlundsegmenten«, wie sie *Stieren* (1894) bezeichnet hat, beilegte, bespricht *Schuster* kurz in seiner Arbeit von 1915.

Wie die folgende Tabelle lehrt, beginnen die Rückenborsten der meisten Naididengattungen im 6. Segment. Die Anzahl der cephalisierten Segmente ist bei denselben gleich 5, was auch mit der Zahl z^1

	Rückenborsten beginnen im Segment	Vordere und hintere Grenze der Zone Segment
<i>Chaetogaster</i>	✓	✓
<i>Ophidonais</i>	6	23—57
<i>Paranais uncinata</i>	6	{ —30
" <i>naidium</i>	2	
" <i>litoralis</i>	5	
<i>Dero tubicola</i>	4	{ 16—46
" übrige	6	
<i>Aulophorus superterrenus</i>	4	{
" übrige	5 oder 6	
<i>Vejdovskyella</i>	5	12—24
<i>Slavina</i>	6	17—26
<i>Ripistes</i>	6	14—21
<i>Macrochaetina</i>	6	11—14
<i>Nais</i>	6	11—25
<i>Stylaria</i>	6	11—37
<i>Pristina</i>	2	11—25

übereinstimmt. Die wenigen Abweichungen, welche die Tabelle aufweist, zeigen sich nie in einer Erhöhung, sondern stets in einer Verminderung der Anzahl der cephalisierten Segmente, und zwar innerhalb der Gattungen *Paranais*, *Dero*, *Aulophorus*, *Vejdovskyella* und *Pristina*. Gerade bei *Paranais naidium* und bei der Gattung *Pristina* ist diese Verminderung am weitesten getrieben, denn hier fehlen die Rückenborsten lediglich dem 1. Segment. Da bei *Pristina* $z^1 = 7$ ist und der Geschlechtsapparat im 7. und 8. Segment liegt, so ergibt sich, daß der sogenannten «Cephalisation» im Bourneschen Sinne keinerlei Bedeutung zukommt.

Es hat sich längst gezeigt, daß Bournes Annahme von der Konstanz der Zahl n für die Art durch die Tatsachen widerlegt wird, denn die Lage der Teilungszone kann innerhalb ein und derselben Art eine recht verschiedene sein. Immerhin aber schwankt dieselbe nicht ganz willkürlich, sondern scheint an bestimmte Grenzen gebunden, über die hinaus sie weder nach vorn noch nach rückwärts rücken kann. In der voraufgehenden Tabelle sind diese Grenzen nach den Angaben der verschiedenen Autoren aus der Literatur, für *Pristina* nach den Befunden des Verf. zusammengestellt.

Man hat nach den Faktoren gesucht, von welchen die Lage der Teilungszone abhängig sein soll. Galloway fand die Verteilung der Zonen bei mehr als 300 Individuen von *Dero vaga* in folgender Weise:

borstentragendes Segment . . .	16	17	18	19	20	21
n_0 des Auftretens der Zone . .	7,6	15,3	38,2	26,7	7,6	4,6

Ebenso *Frank Smith* bei 100 unter normalen Bedingungen gehaltenen Individuen von *P. Leidy*, d. i. *P. longiseta*:

hinter Segment	15	16	17	18
% des Auftretens der ersten Zone . .	14	69	16	1

Galloway macht für die Verschiedenheit der Lage der Zone die durch wechselnde Ernährung verursachte verschiedene Wachstumsenergie verantwortlich. *Frank Smith* beobachtete bei seinen Zuchten direkt, wie unter ungünstigen Bedingungen die erste Zone neu sprossender Individuen weiter nach rückwärts verlagert wurde. *Piguet* (1906) fand die Zahl n bei den im Sommer gefangenen Naididen größer als im Winter und sieht demgemäß in der Temperatur die Ursache für die Verschiebung der Zone. *Schuster* (1915) stellte eine Tabelle über die Lage der Zonen der von ihm zu allen Jahreszeiten gefangenen Naididen auf und kommt zu dem gleichen Schluß, daß n direkt dem Einfluß der Temperatur der verschiedenen Jahreszeiten unterliegt. Erst *Stolte* (1921), der S. 155 eine kurze historische Übersicht über die Versuche, die Faktoren festzulegen, gibt, wurde zu dem zweifelsohne richtigen Schluß geführt, daß für die Verlagerung der Zone und ebenso für das Auftreten und die Intensität der ungeschlechtlichen Vermehrung nicht ein einzelner Faktor maßgebend sei, sondern daß hier ein ganzer Komplex von Faktoren wirksam ist. Dieser Autor fand nämlich hauptsächlich an *Nais variabilis*, daß eine schnelle Vermehrung mit kurzen Zoiden, eine langsame aber mit langen Zoiden einhergeht. Die Teilungsintensität aber ist proportional der Temperatur. Außerdem aber wirkt auch reichliche Nahrung auf eine Verkürzung der Zoide. *Stolte* erklärt dann die ungeschlechtliche Vermehrung der Naididen für einen Wachstumsvorgang, der einsetzt bei Nahrungsüberschuß, der von dem Wachstum der jungen Segmente am Hinterende nicht verbraucht wird. Zugleich vermutet er, daß die Schwankung der Zonenlage in einem Zusammenhange mit der wechselnden Zahl fertig ausgebildeter Segmente am Hinterende bei Anlage der Zone stehe. Aber auch Beziehungen zwischen der Zoidlänge und der Nahrungsaufnahme möchte *Stolte* annehmen. Die Länge des Einzelzoide ist nach diesem Autor umgekehrt proportional der Menge der aufgenommenen Nährstoffe, die Intensität des Wachstumsvorganges dagegen direkt proportional der aufgenommenen Nahrungsmenge unter Berücksichtigung von Temperatur und Alter. Bei einem solchen komplexen Charakter der Bedingungen ist es nicht verwunderlich, daß ihre experimentelle Analyse äußerst erschwert ist, zumal man in bezug auf die Nahrung stets mit Zufälligkeiten und Imponderabilien zu rechnen hat, die wohl kaum auszuschalten sind und die das Resultat immer trüben werden. Daß

Stolte diese Unsicherheit seiner Versuchsergebnisse und ebenso die aller anderen Forscher vor ihm, die sich mit dem gleichen Problem beschäftigten, unwillkürlich empfunden hat, geht aus seinem resignierten Satz S. 188 hervor: »Zu diesen äußeren Bedingungen gehören natürlich noch innere uns bisher unbekannte.«

b) *Eigene Untersuchungen.*

Bretscher, Piguet, Michaelsen, Schuster u. a. suchten die Faktoren, von welchen die Lage der Teilungszone der *Naididen* abhängig ist, auf Grund der Befunde in der Natur. *Stolte* u. a. änderten willkürlich die Bedingungen, um so einen Einblick zu bekommen. Es lag nahe solche Zuchten unter möglichst gleichbleibenden Bedingungen zu halten, um etwaige innere Faktoren zur anschaulichen Wirkung kommen zu lassen. Die Ergebnisse der vom Verf. teils in Populationen, teils als isolierte Einzelindividuen gezüchteten *Pristinen* sollen im folgenden mitgeteilt werden. Zur Erläuterung der hier fernerhin gebrauchten Bezeichnungen diene die schematische Darstellung der Verhältnisse, wie sie bei *P. longiseta* angetroffen wurden, in Abb. 7. *a* ist ein »Indivi-

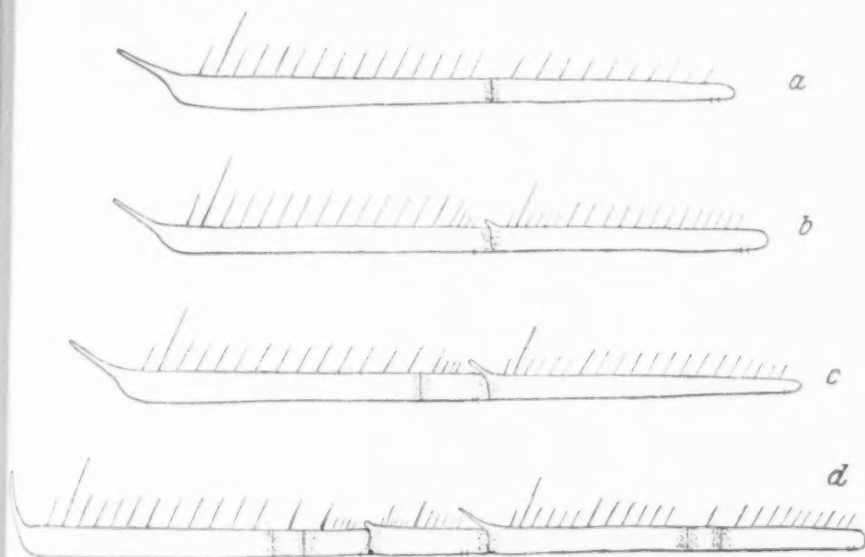


Abb. 7.

dunne mit 26 Segmenten und einer eben angelegten Zone im 17. Segment. Nach unserer Bezeichnung der Segmentverhältnisse erhält dieser Wurm die Formel 16//10. Es sei gleich hier bemerkt, daß stets nur fertig ausgebildete Segmente gezählt wurden, d. h. solche, welche bereits Rückenborsten besaßen. Am Hinterende der *Pristinen* finden sich na-

türlich in der dortigen Wachstumszone ebenso wie in den Teilungszonen am Hinterende der Vorderzoide noch eine Anzahl angelegter und mehr oder weniger weit entwickelter Segmente, von denen die am weitesten nach vorn liegenden auch schon ventrale Borsten enthalten. Da sich eine exakte Zählung dieser jungen Segmente, die sich nach hinten in eine embryonale Zellwucherung verlieren, praktisch nicht durchführen läßt, wurden *solche hier also nie mitgezählt*. *b* ist das Schema eines Tieres mit weiter entwickelter Zone. Es sind am Hinterende des »Vorder- oder Mutterzoids« 3 neue Segmente und beim »Hinter- oder Tochterzoid« die konstanten 7 neuen Kopfsegmente fertig ausgebildet. Die Formel für diesen Wurm ist $16 + 3//7 + 13$. *c* besitzt vor der »Hauptzone«, wie wir die jeweils älteste und zuerst zur Teilung kommende Zone nennen wollen, eine »1. Vorderzone«, hinter welcher ein ursprüngliches Segment des »Stammtieres« und 4 in der Hauptzone neu gebildete Segmente liegen. Die Formel ist $15/1 + 4//7 + 14$. *d* besitzt außer der Hauptzone eine »1., 2. und 3. Vorderzone« und eine »1. und 2. Tochterzone« im Hinterzoid. Die Formel ist $13/1/1 + 4/7 + 1 + 5//7 + 6/1/10$. Da, wo es sich lediglich darum handelt, die körperliche Einheit des betr. Exemplars ohne Rücksicht auf etwa vorhandene Zonen zu bezeichnen, wurden die Ausdrücke »Tier«, »Wurm« oder »Individuum« gebraucht. In diesem Sinne ist *d*, wenn das auch paradox erscheinen mag, ein Individuum. Eine solche Kette von Zoiden bildet eben, solange sie sich nicht geteilt hat, eine individuelle Einheit. Handelt es sich dagegen darum, das ganze ungeteilte Individuum im Gegensatz zu seinen Teilstücken, dem Vorder- und Hinterzoid, zu benennen, gleichgültig, ob die Teilung bereits erfolgte oder nicht, so sprechen wir von dem »Stammtier«. »Enkelzoide« sind die Tochterzoide der Hinterzoide eines Stammtieres. Soll die Lage der Zonen einer Anzahl von Individuen miteinander verglichen werden, so ist bei Tieren mit mehreren Zonen *stets die Hauptzone*, d. h. diejenige, in der die nächste Teilung erfolgt, angegeben. Da es sich dabei immer nur um deren Lage im Verhältnis zu den Segmenten des Stammtieres handelt, sind dann auch nur dessen ursprüngliche Segmente, nicht etwa in den Zonen neugebildete, mitgezählt. Demnach wäre z. B. $16// \dots$ die Bezeichnung der Lage der Zone des Tieres *d*. Ermöglicht wird eine solche Zählweise durch den Umstand, daß sich die ursprünglichen Segmente noch nach der erfolgten Teilung eine Zeitlang an ihren Dimensionen von den gewöhnlich schwächeren, helleren, neu gebildeten Segmenten unterscheiden, zumal die Rückenborsten der letzteren zunächst kürzer als die definitiven zu sein pflegen. Nach einigen Tagen sind, wenigstens bei guter Ernährung und günstiger Temperatur, diese jungen Segmente dann soweit herangewachsen, daß sie den alten völlig gleichen. Unter

ungünstigen Bedingungen heben sie sich noch wochenlang von den alten Segmenten ab. Neu auftretende Zonen sind selbst bei schwacher Vergrößerung an der milchigen Trübung der betr. Segmentabschnitte, zumindest aber an der Ektodermverdickung zu erkennen, so daß sie nicht übersehen werden können.

1. Züchtung in isolierten Populationen.

P. aquiseta wurde außer in den im ersten Teile dieser Arbeit bereits erwähnten Aqu. I und II noch in 2 weiteren, ähnlichen Aqu. III und IV gezogen. In der gleichen Weise enthielten die Aqu. V–IX Zuchten von *P. longiseta*, die sich in den Jahren 1911 und 1912 in einem Becken des Zoologischen Instituts in großen Mengen vorfanden. Die beiden Tabellen auf S. 404 und 405 lassen ersehen, wieviel Prozent der etwa in monatlichen Zwischenräumen durchgesehenen Individuen eine Teilungszone, bzw. mehrere solche aufwiesen, und geben an, hinter welchen Segmenten und zugleich bei wieviel Individuen die »Hauptzone« lag. Das Gesamtergebnis ist folgendes:

	Durchgesehene Individuen			Lage der Teilungszone		
	Gesamtzahl	davon mit Zone	= %	Grenz-segmente	Maxima hinter Segment	Schwergewicht hinter Segment
<i>P. aquiseta</i>	1202	675	56	11–18	15	14–16
<i>P. longiseta</i>	1750	624	36	12–22	16	14–17

Bei genauerem Durchsehen der beiden Tabellen finden wir, daß die Teilungsintensität, erkennbar am Auftreten von Individuen mit einer oder mehreren Zonen, bei niedriger Temperatur zunimmt. Der Prozentsatz der Tiere mit mehreren Zonen ist am größten bei Temperaturen unter 16°. Die Abkühlung des Aqu. V, als dasselbe am 6. V. in den Keller gestellt wurde, machte sich jedoch am 25. V. sofort daran bemerkbar, daß nur 1 der 30 durchgesehenen Individuen eine Zone besaß. Mit dem allmählichen Steigen der Temperatur nimmt die Tendenz zur ungeschlechtlichen Vermehrung bei dieser Population im Juni dann wieder zu. Die Segmente, hinter denen bei den meisten der Individuen mit Zone die Teilungszone liegt, d. h. die Maxima des Auftretens der Zone, liegen wenigstens bei *P. longiseta* bei steigender Temperatur im allgemeinen weiter nach rückwärts, während beim Sinken der Temperatur das Umgekehrte der Fall ist. Das widerspricht *Stoltes* Behauptung, daß steigende Temperatur die Teilungsintensität beschleunigt und die Zoide kürzt. Bei *P. aquiseta* bleiben die Maxima der Zonenlage beinahe konstant hinter dem 15. Segment. Die Anzahl der Fälle, in denen die Zone noch weiter hinten als die Maxima liegt, die Zoide also länger werden, häufen sich nach unseren Ergebnissen bei beiden Arten in den Monaten März bis Juli, so daß

Populationen von *Pristina aquiseta* Bourne.

Datum	Anzahl der Individ.	Mit Zone		Anzahl der Individuen, bei denen die Hauptzone liegt hinter Segment										Mit mehrf. Zone %	Durch- schnitts- tempera- tur °C		
		An- zahl	%	11	12	13	14	15	16	17	18						
1920																	
3. III.	13	7	54			1	2	3	1				0			Aqu. I	
6. IV.	48	32	67			1	6	18	7				28	15			
29. IV.	49	39	80			1	2	23	13				10	15			
28. V.	45	30	67			2	4	16	6	2			4,5	20			
30. VI.	34	19	56					1	12	4	2		0	20			
29. VII.	38	16	42						11	5			0	18			
1. IX.	53	8	15		1	0	0	6	1				0	20			
2. X.	39	1	3						1				0	15,25			
30. X.	4	0	0										0	17			
1919																	
11. V.	11	10	91						9	1			0	12		Aqu. II	
1920																	
1. II.	29	19	65,5				1	10	8				10	6			
6. III.	35	15	43				1	6	6	2			0	16			
15. IV.	64	53	83	1	0	10	15	21	5	1			25	18			
1. V.	76	60	79			5	9	27	16	3			4	17			
6. VI.	64	46	72			1	9	27	8	1			4,5	20			
3. VII.	62	32	52					22	10				0	22			
31. VII.	64	29	45			1	1	14	13				0	20			
2. IX.	62	32	52				4	20	8				0	20			
3. X.	51	28	55				4	17	7				6	15,25			
31. X.	30	10	33				1	5	4				0	10			
28. XI.	51	23	45			1	2	15	4	1			2	10			
1921																	
4. I.	40	24	60			1	7	15	1				0	17			
4. II.	52	47	90	1	8	19	13	6					23	8			
4. III.	24	20	83	1	7	3	2	7					29	15			
1919																	
21. II.	32	25	78	1	1	8	9	5	1				24	6		Aqu. III	
10. III.	54	17	31,5				1	7	8	1			0	10			
1919																	
10. V.	75	30	40				1	17	10	1	1		1,5	12		Aqu. IV	
1920																	
1. II.	1	1	100					1					0				
4. III.	2	2	100					1	0	0	1		0				
Sa.	1202	675	56	1	5	37	97	338	176	18	3						

Anm.: Aqu. I im ungeheizten Raum. Aqu. II im meist geheizten Zimmer, besetzt aus Aqu. I. Aqu. III im ungeheizten Raum, war schon in den letzten Monaten 1918 mit *Pristina* besetzt. Aqu. IV im meist geheizten Zimmer. In den ersten Monaten 1919 besetzt aus Aqu. I.

Populationen von *Pristina longiseta* Ehrbg.

Datum	Anzahl der Individ.	Mit Zone		Anzahl der Individuen, bei denen die Hauptzone liegt hinter Segment												Mit mehrf. Zone %	Durchschnitts-temperatur °C	
		Anzahl	%	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22				
1913																		Aqu. V
6. IV.	59	46	78	1	0	4	4	12	12	4	6	2	0	1	0		19	
20. IV.	66	59	90			2	13	28	12	4					0		16	
4. V.	100	28	28			3	3	13	6	1	2				0		15	
25. V.	30	1	3				1								0		12,5 11 15	
8. VI.	75	16	21				3	5	7	1					0		18 15 21	
21. VI.	84	12	14				2	7	3						0		16 14 19	
6. VII.	75	4	5					1	3						0		15 13 17	
20. VII.	74	3	4					1	2						0		16 14 19	
21. X.	30	0	0												0		17	
1913																		Aqu. VI
26. V.	85	65	76	1	6	27	14	9	8						12		16 12	
8. VI.	95	56	59			8	17	13	15						0		21 16 28	
22. VI.	93	37	40			4	7	11	11	4					0		19 15 21	
7. VII.	90	24	26			1	3	9	9	2					0		16 15 18	
20. VII.	100	9	9			1	3	3	2						0		17 17 19	
1913																		Aqu. VII
8. VII.	30	30	100	1	1	4	9	5	6	2	2				23		16	
20. VII.	75	21	28	2	2	2	7	3	3	1	1				0		17	
1913																		Aqu. VIII
27. V.	100	82	82	7	11	8	16	21	12	7					20		16	
8. VI.	100	61	61			9	14	24	12	2					2		21	
22. VI.	100	31	31		1	5	6	12	6	1					0		19	
6. VII.	100	22	22				4	8	9	1					6		16	
19. VII.	100	12	12			1	1	3	5	1	1				0		17	
21. X.	11	0	0												0		17	
1913																		Aqu. IX
29. X.	78	5	6				2	1	2						0			
Sa.	1750	624	36	12	21	79	129	189	145	31	12	2	0	1				

Ann.: Aqu. V im meist geheizten Zimmer. Seit 6. V. 1913 im Keller mit kühlerer, konstanter Temperatur. Aqu. VI im meist geheizten Zimmer. Besetzt aus Aqu. V. Aqu. VII im meist geheizten Zimmer. Etwa im Mai besetzt aus Instituts-Aquarium. Wenig NaCl-Lösung zugesetzt. Aqu. VIII desgl. Aqu. IX. Kleines Einmacheglas, das nach der Besetzung etwa 4 Monate unberührt stand.

Die Temperaturen sind die des Wassers nach täglich 3maligen Messungen. Die kleinen Zahlen darunter sind die Minima und Maxima des Zeitraumes zwischen je zwei Kontrolltagen.

man an eine *innere Periodizität* denken könnte. Wie schon früher bemerkt, blieben, abgesehen von der Temperatur in jedem einzelnen der Aquarien, die Bedingungen wohl ziemlich konstant. Als wichtigster Faktor käme die Nahrung in Betracht, die von den Tieren aus dem sich auf dem Bodengrund bildenden, von kleinen Algen durchwucherten Detritus aufgenommen wurde. Dieselbe schien die ganze Zeit hindurch recht gleichartig.

Bei *P. longiseta* nimmt in jeder einzelnen Population die Neigung zur Teilung im Laufe der Monate ab. Wir haben es hier mit einer vornehmlich Moorwasser bevorzugenden Art zu tun, so daß die Bedingungen, unter denen sie in den Aquarien leben mußte, als recht ungünstige anzusehen sind. Die adäquate Nahrung fehlte. Darum sind diese Tiere auch in den Aquarien, in denen sie angesiedelt waren, nach einigen Jahren ausgestorben. Dagegen hat sich *P. aquiseta* nun schon viele Jahre hindurch in unverminderter Individuenzahl erhalten. Bei *P. longiseta* beobachten wir die Tendenz, die Zonen im Laufe der Monate etwas nach hinten zu verschieben. Nach *Stolte* wären die ungünstigen Bedingungen die Ursache. Es ließe sich aber auch denken, daß wir eine Folge der Jahreszeiten vor uns hätten. *Schuster* fand bei *P. longiseta* auch im Freien, daß die Zone im Spätsommer weit zurücklag, was mit unseren Ergebnissen übereinstimmen würde.

Betrachten wir noch kurz die Verhältnisse bei beiden Arten im Vergleich zu den Jahreszeiten, so besitzen von *P. longiseta* in den Monaten April bis Juli weit mehr als die Hälfte aller Individuen eine Zone. Von *P. aquiseta* desgleichen in den Monaten Februar bis Juni, wobei die Hauptmaxima, d. h. die mit einem hohen Prozentsatz der Individuen durchweg in die Monate Februar bis April fallen. Mehrfache Zonen treten auf bei *P. longiseta* im Mai bis Juli, bei *P. aquiseta* im Februar bis Juni. Die Teilungstendenz wäre demnach bei beiden Arten zeitlich etwas verschieden. Bei *P. aquiseta* setzt die ungeschlechtliche Vermehrung frühzeitiger ein und nimmt an Intensität früher ab im Jahr.

2. Züchtung in Klonen.

Johannsen (1913, S. 200) bezeichnet als »Klone« reine Zweige asexuell propagierter Tiere. Es wurden hier solche Klone von *Pristina* gezüchtet, um die ungeschlechtlichen Nachkommen eines einzelnen Individuums miteinander vergleichen zu können.

a) Ungetrennt aufgezogene Nachkommenschaft eines einzelnen isolierten Individuums.

Die Notwendigkeit, diese Zuchten in relativ kleinen Gefäßen halten zu müssen, um später die gesamte Nachkommenschaft des isolierten Ausgangsindividuums herausfangen zu können, erwies sich als ein für

das Gedeihen dieser Klone recht ungünstiger Umstand, weshalb diese Art der Aufzucht bald verlassen wurde. Von einer *P. longiseta* mit der Zone hinter dem 18. Segment fanden sich nach 121 Tagen 16 Abkömmlinge, von denen nur 3 eine Zone besaßen, und zwar der eine hinter dem 17., die andern beiden hinter dem 15. Segment. Von diesen 16 Individuen resultierten nach weiteren 151 Tagen im März nur noch 2 Exemplare. Dagegen ergab eine andere Zucht aus einem Tier mit 3 Vorderzonen und der Hauptzone hinter dem 15. Segment nach 119 Tagen 35 Nachkommen, davon 3 mit Zone, und zwar hinter dem 15., 16. und 17. Segment. Im Februar, 104 Tage darauf waren 27 Individuen vorhanden, welche sämtlich eine Zone besaßen.

Viel ergiebiger war die im nächsten Abschnitt geschilderte Zucht-methode.

β) Streng durchgeführte Isolierung aller einzelnen Individuen der Klone.

Die Ausgangstiere und die sich von denselben ablösenden Nachkommen von *P. longiseta* wurden jedes Individuum für sich in einem kleinen Gefäß (Salznäpfchen) mit reinem Aquarienwasser isoliert gehalten. Als einzige Nahrung wurden alle paar Tage auf Agar-Agar gezogene *Chlorella*-Algen zugesetzt. Auf diese Weise blieb die Nahrung die ganze Zeit hindurch überaus konstant. Durch eine kleine Plastilinkugel wurden die Deckel der Näpfchen auf der einen Seite etwas hochgehalten, um der Luft den Zutritt zur Wasseroberfläche zu gestatten. Endlich erwies es sich als notwendig, auf den Boden jedes Näpfchens ein paar einzelne kleine Sandkörnchen zu legen, die der stark ausgeprägten Thigmotaxis des eingeschlossenen Wurmes entgegenkamen, ohne dessen Kontrolle unter der binokularen Lupe zu hindern. Ohne das Vorhandensein einiger solcher Anlehnungspunkte auf dem sonst glatten Glasboden krümmten sich die Tiere bald mehr oder weniger kreisförmig zusammen und schienen in eine Art Tetanus zu verfallen, der sie an der Nahrungsaufnahme hinderte und so die Ursache ihres schließlichen Eingehens wurde. Zwischen den Steinchen dagegen bewegen sich die Tiere ungezwungen umher.

P. aquiseta wurde in ebensolchen Näpfchen gezogen, nur verlangte diese Art eine andere Nahrung. Statt der Chlorellen bestand das Futter für dieselben aus kleinen Mengen des Detritus am Boden eines der großen Aquarien, die vor dem Zusetzen unter der Lupe genau auf Abwesenheit etwaiger fremder Individuen geprüft wurden. — Hier zeigte sich *P. longiseta*, umgekehrt als bei der Zucht in großen Aquarien, viel widerstandsfähiger als *P. aquiseta*, bei der immer nur wenig Nachkommen von einem Individuum erzielt wurden.

Pristina longiseta Ehrbg.¹⁾

<i>Ua</i>	29. VII. 12	16	—		<i>d</i> ₂	17. VII. 13	17	<i>d</i> _{2.1.}	16
		15	—			21. VII.	16	<i>d</i> _{2.2.}	15
<i>Ua</i>	5. VIII. 12	16	<i>A</i>	16		28. VII.	15	<i>d</i> _{2.3.}	15
		15	—			5. VIII.	14	<i>d</i> _{2.4.}	16
A	16. VIII. 12	16	<i>a</i> ₁	15		—	13	<i>d</i> _{2.5.}	16
	26. VIII.	15	<i>a</i> ₂	14		—	12	<i>d</i> _{2.6.}	17
	30. VIII.	14	<i>a</i> ₃	15	<i>d</i> _{2.2.}	5. VIII. 13	15	<i>d</i> _{2.2.1.}	16
		13	—				14		
<i>a</i> ₁	29. VIII. 12	15	<i>a</i> _{1.1.}	15	<i>d</i> _{2.3.}	—	15	<i>d</i> _{2.3.1.}	16
		14	—			—	14		
<i>a</i> ₂	—	14	—			—	13		
	—	13	—		<i>d</i> _{2.4.}	—	16	<i>d</i> _{2.4.1.}	16
<i>Ub</i>	3. VIII. 12	16	<i>B</i>	16	<i>d</i> ₂	27. VII. 13	16	<i>d</i> _{3.1.}	17
		15	—			28. VII.	15	—	
B	18. VIII. 12	16	<i>b</i> ₁	15		—	14	—	
	24. VIII.	15	<i>b</i> ₂	15	<i>d</i> _{3.1.}	5. VIII. 13	17	—	
	1. IX.	14	<i>b</i> ₃	15			16	—	
	10. IX.	15	—		<i>d</i> ₄	28. VII. 13	16	—	
<i>b</i> ₂	2. IX. 12	15	—			—	15	—	
		14	—			—	14	—	
<i>Uc</i>	4. VIII. 12	16	<i>C</i>	16	<i>d</i> ₅	—	16	<i>d</i> _{5.1.}	17
		15	—		E	28. VI. 13	16	<i>e</i> ₁	14
C	18. VIII. 12	16	<i>c</i> ₁	15		2. VII.	15	<i>e</i> ₂	—
	27. VIII.	15	<i>c</i> ₂	15		8. VII.	14	<i>e</i> ₃	16
	8. IX.	14	<i>c</i> ₃	14		5. VIII.	15	—	
		13	—			—	14	—	
<i>c</i> ₂	—	15	<i>c</i> _{2.1.}	15	<i>e</i> ₁	12. VII. 13	14	<i>e</i> _{1.1.}	16
<i>Ud</i>	2. VI. 13	16	<i>D</i>	17		5. VIII.	13	—	
		15	—				12	—	
D	17. VI. 13	17	<i>d</i> ₁	15	<i>e</i> _{1.1.}	—	16	<i>e</i> _{1.1.1.}	15
	27. VI.	16	<i>d</i> ₂	17			15		
	12. VII.	15	<i>d</i> ₃	16			14		
	20. VII.	14	<i>d</i> ₄	16	F*)	19. VII. 13	15	<i>f</i> ₁	18
	—	15	<i>d</i> ₅	16		23. VII.	14	<i>f</i> ₂	16
	—	14	<i>d</i> ₆	16		28. VII.	13	—	
	—	16	—			5. VIII.	12	—	
<i>d</i> ₁	5. VIII. 13	15	<i>d</i> _{1.1.}	17		—	14	—	
		14	—						

*) Magenerweiterung im 7. Segment.

¹⁾ Erläuterung: Es bedeutet z. B. bei Individuum *A* die erste Zeile: Am 16. VIII. 12 löste sich das Tochterzoid *a*₁ vom Stammtier *A* in der Zone hinter dessen 16. Segment. Der Wert für *n* von *a*₁ war 15. Und die zweite Zeile entsprechend: Am 26. VIII. löste sich das zweite Tochterzoid *a*₂ vom Stammtier *A*, dessen Zone jetzt hinter dem 15. Segment lag. Der Wert für *n* von *a*₂ war 14 usw.

Die Nachkommen sind durch die Buchstaben und die kleinen Indexziffern bezeichnet, z. B. die Tochterzoide von *H* mit *h*₁ bis *h*₁₄. Das erste Tochterzoid von *h*₁ wieder mit *h*_{1.1.}, das zweite mit *h*_{1.2.} usw. Das erste Tochterzoid von *h*_{1.1.} mit *h*_{1.1.1.} usw.

G	10. VII. 13	11	—		$h_{1,1,2,}$	6. I. 14	16	$h_{1,1,2,1,}$	15
	Zone im 12. Segment.					18. I.	15	$h_{1,1,2,2,}$	15
II	9. XI. 13	17	h_1	14		7. II.	14	$h_{1,1,2,3,}$	16
	16. XI.	16	h_2	15		13. II.	15	$h_{1,1,2,4,}$	16
	20. XI.	15	h_3	17		15. II.	14	$h_{1,1,2,5,}$	16
	24. XI.	14	h_4	16		24. II.	14	$h_{1,1,2,6,}$	16
	6. XII.	16	h_5	15		28. II.	13	$h_{1,1,2,7,}$	16
	13. XII.	15	h_6	16		7. III.	14	$h_{1,1,2,8,}$	16
	24. XII.	14	h_7	16		—	15	—	—
	6. I. 14	15	h_8	—	$h_{1,1,2,6,}$	—	16	$h_{1,1,2,6,1,}$	16
	31. I.	14	h_9	17	$h_{1,1,6,}$	15. II. 14	17	$h_{1,1,6,1,}$	15
	15. II.	16	h_{10}	16		24. II.	16	$h_{1,1,6,2,}$	16
	28. II.	15	h_{11}	17		28. II.	15	$h_{1,1,6,3,}$	15
	7. III.	16	h_{12}	16		7. III.	16	$h_{1,1,6,4,}$	18
	16. III.	15	h_{13}	17		—	15	—	—
	22. III.	16	h_{14}	16		—	14	—	—
	—	15	—	—	$h_{1,1,6,2,}$	—	16	$h_{1,1,6,2,1,}$	17
	—	17	—	—	$h_{1,2,}$	30. XII. 13	15	$h_{1,2,1,}$	15
h_1	29. XI. 13	14	$h_{1,1,}$	24		31. I. 14	14	$h_{1,2,2,}$	16
	3. XII.	13	$h_{1,2,}$	15		10. II.	15	$h_{1,2,3,}$	15
	6. XII.	12	$h_{1,3,}$	17		15. II.	14	$h_{1,2,4,}$	15
	13. XII.	15	$h_{1,4,}$	16		24. II.	13	$h_{1,2,5,}$	16
	21. XII.	14	$h_{1,5,}$	17		28. II.	12	$h_{1,2,6,}$	17
	24. XII.	16	$h_{1,6,}$	16		4. III.	15	$h_{1,2,7,}$	16
	6. I. 14	15	$h_{1,7,}$	16		7. III.	14	$h_{1,2,8,}$	17
	15. I.	14	$h_{1,8,}$	16		—	13	—	—
	18. I.	16	$h_{1,9,}$	17		—	12	—	—
	31. I.	15	$h_{1,10,}$	16	$h_{1,3,}$	22. III. 14	17	$h_{1,3,1,}$	17
	7. II.	14	$h_{1,11,}$	16		—	16	—	—
	12. II.	16	$h_{1,12,}$	16	$h_{1,3,1,}$	—	17	$h_{1,3,1,1,}$	16
	15. II.	15	$h_{1,13,}$	16	$h_{1,4,}$	30. XII. 13	16	$h_{1,4,1,}$	16
	23. II.	14	$h_{1,14,}$	17		7. II. 14	15	$h_{1,4,2,}$	15
	28. II.	13	$h_{1,15,}$	15		15. II.	14	$h_{1,4,3,}$	15
	7. III.	14	$h_{1,16,}$	17		28. II.	13	$h_{1,4,4,}$	16
	12. III.	16	$h_{1,17,}$	16		7. III.	15	$h_{1,4,5,}$	16
	16. III.	15	$h_{1,18,}$	17		12. III.	14	$h_{1,4,6,}$	16
	19. III.	14	$h_{1,19,}$	17		16. III.	13	$h_{1,4,7,}$	16
	22. III.	13	$h_{1,20,}$	17		22. III.	15	$h_{1,4,8,}$	16
	4. IV.	—	$h_{1,21,}$	17	$h_{1,4,6,}$	—	16	$h_{1,4,6,1,}$	16
$h_{1,1,}$	10. XII. 13	24	$h_{1,1,1,}$	17	$h_{1,5,}$	30. XII. 13	17	$h_{1,5,1,}$	16
	21. XII.	23	$h_{1,1,2,}$	16		6. I. 14	16	$h_{1,5,2,}$	16
	24. XII.	22	$h_{1,1,3,}$	15		24. I.	15	$h_{1,5,3,}$	16
	6. I. 14	21	$h_{1,1,4,}$	16		31. I.	14	$h_{1,5,4,}$	16
	18. I.	20	$h_{1,1,5,}$	16	$h_{1,6,}$	—	16	$h_{1,6,1,}$	16
	31. I.	21	$h_{1,1,6,}$	17	$h_{1,10,}$	15. II. 14	16	$h_{1,10,1,}$	—
	7. II.	20	$h_{1,1,7,}$	—		16. III.	16	$h_{1,10,2,}$	14
	—	19	$h_{1,1,8,}$	—		22. III.	15	$h_{1,10,3,}$	15
$h_{1,1,1,}$	30. XII. 13	17	$h_{1,1,1,1,}$	15	$h_{1,12,}$	16. II. 14	16	$h_{1,12,1,}$	15
	6. I. 14	16	$h_{1,1,1,2,}$	16		—	15	—	—
	18. I.	15	$h_{1,1,1,3,}$	17		—	14	—	—
	7. II.	16	—	—					

$h_{1,12,1}$	—	15	$h_{1,12,1,1}$	14	$h_{4,1}$	18. I. 14	16	$h_{4,1,1}$	16
$h_{1,14}$	—	17	$h_{1,13,1}$	17		15. II.	15	$h_{4,1,2}$	16
$h_{1,15}$	—	15	$h_{1,15,1}$	17		—	14	—	—
h_2	29. XI. 13	15	$h_{2,1}$	17		—	13	—	—
	6. XII.	14	$h_{2,2}$	15	$h_{4,2}$	6. I. 14	15	$h_{4,2,1}$	16
	10. XII.	13	$h_{2,3}$	15		31. I.	14	$h_{4,2,2}$	17
	21. XII.	14	$h_{2,4}$	17		15. II.	13	$h_{4,2,3}$	17
	6. I. 14	15	$h_{2,5}$	16		—	15	—	—
	18. I.	14	$h_{2,6}$	16	h_5	24. XII. 13	15	$h_{5,1}$	—
	31. I.	13	$h_{2,7}$	15		15. II. 14	15	$h_{5,2}$	17
	15. II.	14	$h_{2,8}$	16	h_6	31. I. 14	16	$h_{6,1}$	16
	28. II.	13	$h_{2,9}$	16		15. II.	15	$h_{6,2}$	16
	—	14	—	—		28. II.	14	$h_{6,3}$	16
$h_{2,1,1}$	31. I. 14	16	$h_{2,1,1,1}$	14		7. III.	15	$h_{6,4}$	16
	28. II.	15	—	—		16. III.	14	$h_{6,5}$	17
$h_{2,1,1,1}$	—	14	$h_{2,1,1,1,1}$	15		22. III.	15	$h_{6,6}$	16
$h_{2,2}$	6. I. 14	15	$h_{2,2,1}$	16		—	14	—	—
	18. I.	14	$h_{2,2,2}$	16	h_7	6. I. 14	16	$h_{7,1}$	17
$h_{2,4}$	6. I. 14	17	$h_{2,4,1}$	15		18. I.	15	$h_{7,2}$	16
	31. I.	16	$h_{2,4,2}$	15		20. I.	14	$h_{7,3}$	17
h_3	10. XII. 13	17	$h_{3,1}$	16		24. I.	13	$h_{7,4}$	16
	24. XII.	16	$h_{3,2}$	16		12. II.	14	$h_{7,5}$	16
	18. I. 14	15	$h_{3,3}$	17		15. II.	13	$h_{7,6}$	16
	7. II.	16	$h_{3,4}$	17		—	14	—	—
	15. II.	15	$h_{3,5}$	16	$h_{7,5}$	—	16	$h_{7,5,1}$	16
	—	14	—	—					
$h_{3,1}$	6. I. 14	16	$h_{3,1,1}$	—	I	16. XI. 13	16	i_1	17
	31. I.	15	$h_{3,1,2}$	16		6. XII.	15	i_2	16
	28. II.	16	$h_{3,1,3}$	16		21. XII.	14	i_3	16
	7. III.	15	$h_{3,1,4}$	17		30. XII.	13	i_4	16
	12. III.	14	$h_{3,1,5}$	15		6. I. 14	15	i_5	15
	16. III.	13	$h_{3,1,6}$	16		24. I.	14	i_6	17
	22. III.	16	$h_{3,1,7}$	15		31. I.	13	i_7	17
	—	15	—	—		7. II.	15	i_8	16
	—	14	—	—		15. II.	14	i_9	16
	—	13	—	—	i_1	14. XII. 13	17	$i_{1,1}$	15
$h_{3,2}$	15. II. 14	16	$h_{3,2,1}$	15		24. XII.	16	$i_{1,2}$	17
	28. II.	15	$h_{3,2,2}$	16		6. I. 14	15	$i_{1,3}$	16
	7. III.	14	$h_{3,2,3}$	16		18. I.	14	$i_{1,4}$	16
	18. III.	16	$h_{3,2,4}$	15		31. I.	15	$i_{1,5}$	19
	22. III.	15	$h_{3,2,5}$	16		7. II.	14	$i_{1,6}$	15
$h_{3,2,4}$	—	15	$h_{3,2,4,1}$	15		—	16	$i_{1,7}$	15
h_4	14. XII. 13	16	$h_{4,1}$	16		—	15	—	—
	21. XII.	15	$h_{4,2}$	15		—	14	—	—
	30. XII.	14	$h_{4,3}$	16		—	13	—	—
	6. I. 14	16	$h_{4,4}$	16	$i_{1,1}$	—	15	—	—
	18. I.	15	$h_{4,5}$	16		—	14	—	—
	31. I.	14	$h_{4,6}$	17	$i_{1,3}$	—	16	—	—
	7. II.	16	$h_{4,7}$	17		—	15	—	—
						—	14	—	—

$i_{1,3}$	—	19	—	$k_{1,3}$	—	8 = 16	$k_{1,3,1}$	15
—	—	18	—	—	—	15	—	—
—	—	17	—	k_6	—	16	—	—
$i_{1,6}$	—	15	$i_{1,6,1}$	16	—	15	—	—
—	—	14	—	k_7	—	16	—	—
—	—	13	—	—	—	15	—	—
$i_{1,7}$	—	15	—	k_8	—	16	—	—
—	—	14	—	—	—	15	—	—
—	—	13	—	—	—	—	—	—
i_1	—	16	—	L ausgefallen.				
—	—	15	—	M	29. XI. 13	17	m_1	18
—	—	—	—	—	10. XII.	16	m_2	16
i_9	—	16	—	—	21. XII.	15	m_3	16
—	—	15	—	—	30. XII.	14	m_4	16
K	10. XII. 13	19	k_1	19	18. I. 14	15	m_5	16
—	14. XII.	18	k_2	15	31. I.	15	m_6	15
—	21. XII.	17	k_3	15	7. II.	14	m_7	16
—	30. XII.	16	k_4	16	—	15	m_8	17
—	18. I. 14	17	k_5	16	15. II.	14	m_9	17
—	31. I.	16	k_6	16	—	15	—	—
—	7. II.	17	k_7	16	m_8	—	17	$m_{8,1}$
—	15. II.	16	k_8	16	N	29. X. 13	20	n_1
—	—	15	—	—	—	4. XI.	19	n_2
k_1	21. XII. 13	19	$k_{1,1}$	16	—	7. XI.	18	—
—	30. XII.	18	$k_{1,2}$	—	—	—	17	—
—	6. I. 14	16	$k_{1,3}$	8	n_1	9. XI. 13	19	$n_{1,1}$
—	31. I.	15	$k_{1,4}$	17	O	31. XI. 13	15	o_1

Pristina aquiseta Bourne.

V	8. IV. 19	17	v_1	15	9. III.	14	w_3	15
—	28. IV.	16	v_2	14	—	15	—	—
—	18. V.	15	v_3	—	—	14	—	—
—	—	16	v_4	15	w_1	9. III. 19	14	$w_{1,1}$
—	—	16	v_5	14	—	17. III.	13	$w_{1,2}$
—	—	15	—	—	—	—	14	—
—	—	16	—	—	X	27. I. 19	16	x_1
—	—	15	—	—	—	17. II.	15	x_2
v_5	20. VII. 19	14	—	—	—	4. III.	14	x_3
—	—	15	—	—	—	17. III.	16	—
W	24. II. 19	16	w_1	14	—	—	15	—
—	4. III.	15	w_2	15	—	—	—	—

P. longiseta

Klon A-O

Zone hinter Segment

11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24

bei 225
Hinter-
zoiden

Individuen-
zahl . .
= %

7 53 111 47 3 3
3 24 50 21 1 1

bei 328
Vorder-
zoiden

Individuen-
zahl . .
= %

1 5 28 78 102 75 20 5 6 3 2 1 1 1
0,3 2 8 24 31 23 6 2 2 1 1 0,3 0,3 0,3

Die einzelnen Klone von *P. longiseta* (A—O) und von *P. aquiseta* (V—X) sind in der Tabelle S. 408—411 zusammengestellt. Bezüglich der Lage der Zonen ergibt sich daraus dieses Gesamtergebnis:

	Lage der Zonen:	Grenz-segmente	Maxima	Schwer-gewicht
<i>P. longiseta</i>	in den Hinterzoiden	14—19	16	15—17
	in den Vorderzoiden	11—24	15	14—16
	sämtliche Zonen	11—24	16	14—17
<i>P. aquiseta</i>	in den Hinterzoiden	14—17	14	14—15
	in den Vorderzoiden	13—17	15	14—16
	sämtliche Zonen	13—17	15	14—16

Am meisten interessieren die Zonen in den Hinterzoiden, weil es sich bei diesen um lauter zum ersten Male bei den betreffenden Individuen auftretende Zonen handelt. Dieselben liegen

bei *P. longiseta* in 50 % der Fälle hinter Segment 16,

bei *P. aquiseta* in 50 % der Fälle hinter Segment 14.

Wir sehen ferner aus den Tabellen S. 408—411, daß eine zum ersten Male bei einem Individuum auftretende Zone (also bei einem Tochterzoid) nie weiter vorn liegt als hinter dem 14. Segment.

Anders ist das bei den Zonen einer zweiten, dritten usw. Teilung eines Tieres, das nun als Vorderzoid fungiert. Hier kann die Zone auch weiter vorn als hinter dem 14. Segment liegen. Solche Zonen einer nicht erstmaligen Teilung sind in der Aufstellung der Zonenlage bei den Vorderzoiden mit enthalten. Dort liegen die Zonen

bei *P. longiseta* in 31 % der Fälle hinter Segment 15,

bei *P. aquiseta* in 37 % der Fälle hinter Segment 15.

Das Schwergewicht des Auftretens der Zone ist bei den Vorderzoiden von *P. longiseta* im Vergleich mit den Hinterzoiden entsprechend nach vorn verschoben, bei *P. aquiseta* dagegen ebenso wie die Maxima nach rückwärts.

c) Versuche mit abgeänderten äußeren Bedingungen.

Nach Stolte ist die Nahrung einer der wichtigsten Faktoren für den Verlauf der ungeschlechtlichen Teilung. Es ist das aber zugleich bei so relativ kleinen Zuchttieren wie *Pristina*, abgesehen von der eben besprochenen Möglichkeit, unter Umständen allein konstant mit Chlorellen füttern zu können, ein in seinen Einzelementen kaum zu fassender Faktor, daß immer ein dem Experimentator nicht zugänglicher Rest unbestimmbarer Zufälligkeiten damit verbunden ist, die das Resultat einmal so, dann wieder so erscheinen lassen. Es wurde ja deshalb gesehen, die Nahrung so konstant als möglich zu

halten. Von äußeren Faktoren käme dann die *Temperatur* in Betracht, die ja ohnehin mit den Jahreszeiten wechselte. Das Resultat einer größeren Abkühlung durch das In-den-Keller-Verbringen des Aqu. V mit *P. longiseta* wurde schon besprochen.

Nun wurden noch Versuche angestellt, die zeigen sollten, ob die *Salzkonzentration* des Aquarienwassers von Einfluß etwa auf die Lage der Teilungszone sei. Ein geringer Salzzusatz zum Wasser der Aqu. VII und VIII mit *P. longiseta* zeigte sich, wie die Tabellen lehren, wohl ohne jeden Einfluß, denn es ist kein Unterschied gegen die normalen Aquarien V und VI zu konstatieren. In ein anderes Aquarium wurden eine Anzahl *P. longiseta* aus dem Stammaquarium des Zoologischen Instituts am 9. VII. 1913 eingesetzt und geringe Mengen von CaCl_2 zugefügt. Am 20. VII. besaßen von 8 dieser Würmer 5 eine Zone, und zwar 2 hinter dem 16., 2 hinter dem 17. und 1 hinter dem 18. Segment. Am 21. X., also nach 92 Tagen, wurden 90 Individuen untersucht, von denen 15 = 17% eine Zone besaßen. Diese Zonen lagen

hinter Segment	13	14	15	16	17	18
bei Individuen	1	1	2	2	8	1

Wir sehen ein deutliches Maximum hinter Segment 17. Von 30 Tieren des Aqu. V, die am selben Tage zum Vergleich untersucht wurden, besaß keines eine Zone. Trotzdem dürfen wir nicht voreilig schließen, daß eine erhöhte Salzkonzentration etwa die Teilungsintensität steigerte und zugleich die Zone nach hinten verschiebe. Von den am 20. Juli in Aqu. V mit Zone gefundenen Individuen hatten 2 dieselbe ebenfalls hinter dem 17. Segment.

An dieser Stelle sei noch einmal darauf aufmerksam gemacht, daß in den beobachteten Zuchten die ganzen Jahre hindurch niemals eine geschlechtliche Vermehrung auftrat. Das erinnert an die Ergebnisse von *Maupas* (1889), der *Chaetogaster diastrophus* durch 45 Generationen, das Rotator *Callidina vaga* durch 29 Generationen züchtete, ohne daß eine geschlechtliche Vermehrung eintrat. In dieser Arbeit ist der Hauptwert auf das Schicksal derjenigen einzelnen Individuen gelegt, die viele Teilungen durchmachten. So erzielte Individuum H 14 Nachkommen, Tochterzoide, und bereitete die 15. Teilung vor. Sein erstes Tochterzoid h_1 erzeugte sogar 21 lebende Tochterzoide, ohne dabei auch nur eine Spur von Alterserscheinungen erkennen zu lassen.

III. Läßt sich die Wirkung innerer Faktoren erkennen?

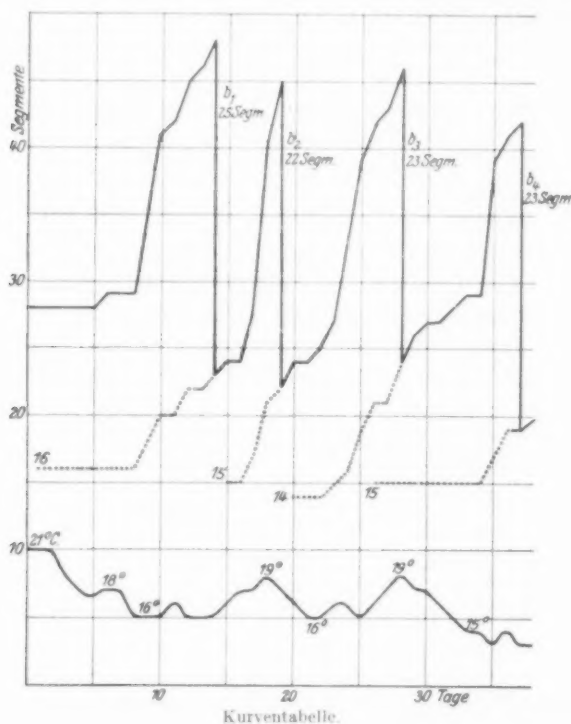
a) Alter des Individuums von Einfluß?

Stolte beobachtete bei *Nais* mehrfach Erscheinungen, die er in dem vorgeschrittenen Alter der betreffenden Individuen begründet sieht.

Er meint, bei alternden Würmern verschieben sich die Zonenlage und die Teilungsintensität in der Richtung ungünstiger Bedingungen bzw. tiefer Temperatur. Verf. sind bei *Pristina* besondere Alterserscheinungen nicht aufgefallen. Es mögen zunächst einige Angaben über das von einzelnen Individuen erreichte Alter mitgeteilt werden, wie sie an Angehörigen des Klons *H* beobachtet wurden. Es waren alt

<i>H</i>	155 Tage vor Ablösung seines 15. Tochterzoids					
h_1	111	"	bei	"	"	15.
	146	"	"	"	"	21.
h_2	105	"	"	"	"	9.
h_3	88	"	"	"	"	5.
$h_{3.1}$	102	"	"	"	"	7.
$h_{3.2}$	88	"	"	"	"	5.
h_4	74	"	"	"	"	7.
h_6	99	"	"	"	"	6.
h_7	53	"	"	"	"	6.

Während $h_{1.6}$ bei Ablösung des 1. Tochterzoids 38, $h_{2.1.1}$ im selben Moment 41 Tage alt war, löste sich das 1. Tochterzoid von $h_{1.2}$ erst



ab, als dieses bereits 107 Tage alt war, also in einem Alter stand, wo h_2 bereits das 9. Tochterzoid lieferte.

Bei *P. longiseta* ist es nicht selten, daß im Hinterzoid eine Zone angelegt wird, lange bevor sich dasselbe vom Mutterzoid ablöst. Ja, es können sogar 2 Zonen im Hinterzoid vor dessen Ablösung auftreten. Dem entgegen stehen Fälle, in denen sich im Tochterzoid erst lange nach dessen Freiwerden eine Zone bildet. Als Beispiel sei $h_{1.1.1.1}$ genannt, das sich mit 22 Segmenten ablöste und nach 21 Tagen 24 Segmente, aber immer noch keine Zone besaß.

Bei *P. acquiseta* wurde vor der Ablösung der Hinterzoide keine Zone in diesen bemerkt. Eine solche pflegt dann aber auch bei dieser Art bald sichtbar zu werden. Andererseits kommen auch hier Fälle vor, wo das Tochterzoid sehr lange ohne Zone bleibt. Z. B. Individuum $v_{5.1}$ löste sich mit 18 Segmenten ab und besaß nach 29 Tagen noch 18 Segmente und keine Zone.

Wir schließen: *Das Alter bedingt nicht die Anwesenheit einer Zone.*

In der Kurve S. 414 ist die Zunahme der Anzahl der Segmente des Individuums *B* von *P. longiseta* mit seinen ersten 4 Hinterzoiden durch das Wachstum am Hinterende und in den Teilungszonen dargestellt. Das Kopfende von *B* ist in der Abszisse ruhend gedacht. Die Lage der Teilungszone von ihrem ersten Auftreten bis zur Ablösung der Tochterzoide gibt die punktierte Linie an. Zeit vom 3. August bis 9. September 1912. Die Temperaturkurve unten läßt die Abhängigkeit der Teilungsintensität von der Temperatur erkennen.

b) Größe, d. h. Länge eines Tieres von Einfluß?

Es liegt nahe, daran zu denken, daß die Erreichung einer gewissen Größe, d. h. Segmentzahl, den Anstoß zur Einleitung der ungeschlechtlichen Vermehrung gäbe. Die Tabellen S. 416 zeigen die Ergebnisse der Zählungen, die an einer größeren Anzahl beider *Pristina*-Arten vorgenommen wurden.

Aus den beiden Tabellen läßt sich dieses Gesamtergebnis entnehmen:

Individuen ohne Zone	Anzahl	Maximum		Schwergewicht
		von Individuen	liegt bei Segmentzahl	
<i>P. longiseta</i> . . .	262	35	25	25—32
<i>P. acquiseta</i> . . .	49	10	25	20—25

Individuen mit Zone	Anzahl	Maximum		Schwergewicht
		von Individuen	liegt bei Segmentzahl	
<i>P. longiseta</i> . . .	49	13	34	31—34
<i>P. acquiseta</i> . . .	47	10	26	22—26

Tabellen der Gesamtsegmentzahlen.

Pristina longiseta Ehrbg.

Anzahl der Individuen ohne Zone	1913				Sa.	= %
	29. X.	6. VII.	7. VII.	8. VII.		
aus Aqu.	IX	V	VII	VIII		
18		1			1	0,5
19		0	1		1	0,5
20		1	1		2	1
21		2	1	2	5	2
22		0	1	0	1	0,5
23		2	2	3	7	3
24	2	2	6	3	13	5
25	1	7	9	18	35	13
26	2	8	8	7	25	10
27	4	6	6	14	30	11
28	4	7	8	4	23	9
29	10	5	8	7	30	11
30	5	8	6	10	29	11
31	5	4	5	7	21	8
32	8	8	3	2	21	8
33	1	5	1	1	8	3
34	3	2			5	2
35	1	1			2	1
36	2	0			2	1
37		1			1	0,5
Sa.	48	70	66	78	262	
Anzahl der Individuen mit Zone ¹⁾					Sa.	= %
28			2		2	4
29		1	1		2	4
30		0	1		1	2
31		0	1	4	5	10
32		0	4	7	11	22
33		0	7	3	10	20
34		1	6	6	13	26
35		0	1	1	2	4
36		2		0	2	4
37						
38						
39			1	1	2	
Sa.		4	23	22	49	

Pristina acquiseta Bourne.

Anzahl der Individuen ohne Zone	1920			1919		Sa.	= %
	3. III.	21. II.	10. III.				
aus Aqu.	I	II	III				
16		1			1	2	
17		2	1		3	6	
18							
19		1	1		2	4	
20	2	2	1		5	10	
21	1	1	2		4	8	
22			6		6	12	
23	1		4		5	10	
24	1		7		8	16	
25			10		10	20	
26			2		2	4	
27			3		3	6	
Sa.	5	7	37		49		
Anzahl der Individuen mit Zone ¹⁾						Sa.	= %
20		3			3	6	
21		2			2	4	
22		9			9	18	
23	1	2	1		4	9	
24	2	4	1		7	15	
25	2	3	4		9	19	
26		1	9		10	21	
27	1				1	2	
28			1		1	2	
29			1		1	2	
Sa.	6	24	17		47		

¹⁾ Bei den Individuen mit Teilungszone sind hier immer nur die ursprünglichen Segmente des Stamtieres gezählt worden, um ein den nicht in Teilung befindlichen Tieren homogenes Vergleichsmaterial zu haben.

Wir sehen, daß sich bei *P. longiseta* in derselben Population, ja am gleichen Tage, also unter ganz gleichen äußeren Bedingungen, Tiere ohne Zone mit nur 18 neben ebensolchen mit 37 Segmenten befinden. Dabei besitzen die in Teilung befindlichen Individuen im allgemeinen selbst nur 28—39 Segmente. Bei *P. aquiseta* finden sich Tiere ohne Zone mit 16—27 Segmenten und solche mit Zone und 20—29 Segmenten. Beide Male fällt also die Segmentzahl der bereits in Teilung begriffenen Tiere beinahe völlig in die Grenzen der Segmentzahlen der Individuen ohne Zone. Nur die Schwergewichte, d. h. die Segmentzahlen, welche den meisten, hier gegen 80% aller Tiere, zukommen, sind bei den in Teilung stehenden Würmern gegenüber den Tieren ohne Zone etwas nach hinten gerückt, besonders deutlich bei *P. longiseta*.

Nun enthalten die vorstehenden Tabellen aber noch nicht einmal die exorbitantesten Fälle, die Verf. zu Gesicht kamen. Hier einige Mindestzahlen von Segmenten bei in Teilung begriffenen Individuen:

a) mit einer Zone

P. longiseta

31. I. 14 $h_{1.6.1.}$ 16//6 = 22
 „ $h_{2.1.1.1.}$ 14//8 = 22

P. aquiseta

21. II. 19 13//7 = 20
 „ 12//9 = 21
 26. III. 22 14//7 = 21

ß) mit mehreren Zonen

15. II. 14 $h_{3.5.}$ 15//10 = 26 29. I. 19 14//6 = 21
 1. VII. 13. e_1 13//13 = 27

Man beachte, wie verschieden die Lage der Zone bei den Individuen mit gleicher Segmentzahl ist; so namentlich bei den einzelnen, aber unter ganz gleichen Bedingungen gezogenen *P. longiseta* vom 31. I. 14. Um Irrtümer zu vermeiden, sei bemerkt, daß es sich in allen diesen Fällen stets um erst in der Entwicklung begriffene Zonen handelte, die noch keine neugebildeten Segmente enthielten.

In noch nicht abgelösten Hinterzoiden treten oft Zonen hinter deren 14. oder 15. Segment auf, wenn mindesten noch 5 weitere Segmente mit Rückenborsten vorhanden waren, hinter dem 16. Segment, wenn noch mindestens 7 fertig ausgebildete Segmente folgten. Das zeigt an, daß die Zonen im hinteren Drittel des Körpers eines solchen Individuums gebildet werden. Solange die Teilung noch nicht vollzogen ist, muß man jedoch wohl das Hinterzoid noch als einen zum Stamtier gehörigen Körperabschnitt auffassen. Dann würde eine derartige Zone allerdings sehr weit hinten im Gesamtkörper liegen.

An dieser Stelle mögen auch die vom Verf. im Laufe seiner Untersuchungen beobachteten Maximalzahlen der Segmente angegeben werden, wobei in diesem Falle auch die neuen, erst in den Zonen gebildeten Segmente mitgezählt wurden.

P. longiseta

28. VI. 13	E	$13/1 + 3/7 + 1 + 10/7 + 11 = 55$
6. XII. 13	$h_{1.1.}$	$23/1 + 8/7 + 18 = 57$
23. VII. 13	$d_3.$	$14/1 + 8/7 + 1 + 8/7 + 17 = 63$
24. XI. 13	h_1	$12 + 2/1 + 4/7 + 1 + 8/7 + 17/13 = 72$
am 15. Tage nach seiner Ablösung		zugleich größte beobachtete Segment- zahl

P. aquiseta

21. II. 19	Aqu. III.	$13 + 3/7 + 11 = 36$
"	"	$12/1 + 4/7 + 13 = 37$
"	"	$13/1/1/7 = 22$
29. I. 19		$14/1/6 = 21$
26. III. 22		$13/1/1/7 + 12 = 34.$

Man beachte den Unterschied zwischen dem ersten und dritten Fall bei *P. aquiseta*. Die beiden Individuen sind zu gleicher Zeit im gleichen Aquarium vorhanden gewesen. Bei dem ersten von ihnen hat die Zone bereits neue Segmente für das Vorderzoid und die 7 Kopfsegmente des Hinterzoids geliefert, die Teilung war also schon seit längerer Zeit eingeleitet. Bei dem anderen Tier dagegen sind schon zwei Vorderzonen gebildet, während in der Hauptzone noch keinerlei Bildung neuer Segmente eingeleitet ist. Dabei steht dieses Beispiel durchaus nicht vereinzelt da, sondern es wurden noch eine ganze Reihe von Fällen beobachtet, wo aus demselben Behälter zur gleichen Zeit solche sich entgegengesetzt verhaltende Paare entnommen wurden. Es ist somit die sogenannte »Regenerationskraft«, welcher die Bildung der neuen Segmente in der Zone zugeschrieben wird, durchaus *nicht identisch* mit den Faktoren, welche das Auftreten einer Zone überhaupt bedingen. Denn warum werden sonst in dem einen Falle erst die neuen Segmente gebildet, in einem anderen aber zuerst eine neue Vorderzone vor der Hauptzone?

Aus allen diesen Tatsachen können wir also schließen: Eine *Pristina* muß zwar eine gewisse Anzahl von Segmenten besitzen, um eine Zone bilden zu können, und zwar *P. longiseta* mindestens 22, *P. aquiseta* mindesten 20 Segmente, aber der Besitz auch einer weit größeren Anzahl von Segmenten hat nicht notwendig die Bildung einer Teilungszone zur Folge. Der Eintritt der ungeschlechtlichen Vermehrung ist nicht abhängig von der zunehmenden Länge des Individuums. Die Teilung ist nicht eine Folge gesteigerten Wachstums, wie das von manchen Autoren behauptet wurde.

c) Die Lage der Zone des Mutterzoids von Einfluß auf die des Tochterzoids?

Die Tabellen der in Klonen gezüchteten *Pristinen* zeigen, daß die Zone des Tochterzoids oft nach hinten gerückt ist, wenn die des

Mutterzoids weit vorn liegt. Die folgende Tabelle soll dies an dem Beispiel des Individuums *H* und seiner sämtlichen Tochterzoide zeigen. Es ist die Gesamtzahl der Segmente von *H* und des betr. Tochterzoids, wie sie jeweils gleichzeitig vorhanden sind, und der Wert für *n* beider Zoide angegeben. Die Zonen der Tochterzoide sind nicht alle schon im Augenblick des Ablösens vorhanden gewesen.

Tage zwischen den Teilungen	Segmentzahl von		Wert von <i>n</i> für		Summe
	<i>H</i>	Tochterzoid	<i>H</i>	Tochterzoid	
	31	34	17	14	31
7	30	27	16	15	31
4	29	26	15	17	32
4	26	25	14	16	30
11	29	26	16	15	31
7	28	26	15	16	31
11	27	28	14	16	30
13	28	27	15	—	—
25	27	29	14	17	31
15	25	26	16	16	32
13	32	31	15	17	32
7	32	28	16	16	32
9	32	29	15	17	32
6	30	27	16	16	32
11	27		15		
			17		

Ein genaueres Studium dieser Tabelle zeigt, daß der Wert von *n* des Hinterzoids insofern nicht ganz unbeeinflußt von der Lage der Zone im Vordertier ist, als die Summe der Segmentzahlen, hinter denen bei beiden Zoiden die Zone liegt, nicht unter die Zahl 30 sinkt. Was sich hier bei diesem einen Beispiel ergibt, gilt für alle in Klonen gezogenen Individuen und deren Nachkommen. Die Summe der Zonen ist bei denselben meist 30 und mehr; sie sinkt selten unter 29, bei *P. longiseta* in sämtlichen Klonen nur in 4 Fällen auf 28, bei *P. acquiescens* je einmal auf 28 und 27. Somit scheint eine gewisse gesetzmäßige Abhängigkeit zwischen der Zahl der Segmente im Tochterzoid, hinter denen dessen Zone auftritt, und der Lage der Zone im Vorderzoid zu bestehen.

Die Tabellen der in Klonen gezüchteten Individuen beider Arten lassen aber noch mehr entnehmen. Sie zeigen ebenso wie alle übrigen Befunde, daß die Zone im Hinterzoid nie weiter vorn liegt, als hinter dessen 14. Segment. Die Zone im Tochterzoid, so wie wir sie jetzt auffassen, ist aber stets dessen erste Zone überhaupt. Wir können demnach sagen: Der Wert für *n* einer bei einem auf ungeschlechtlichem

Wege erzeugten Individuum von *Pristina* zum ersten Male auftretenden Teilungszone ist mindestens 14. Beachten wir ferner, daß die vordersten 7 Segmente jedes Hinterzoids in der Zone des Stammindividuums neu gebildet werden, so ergibt sich als notwendige Folge des voranstehenden Satzes, daß vor jeder bei einem Individuum zum ersten Male auftretenden Zone mindestens 7 ursprüngliche Segmente des Stammindividuums liegen müssen.

Wir sahen, daß die Summe beider Zonen mindestens 28 für *P. longiseta*, mindestens 27 für *P. aquiseta* ist. Kombinieren wir dies mit dem eben gefundenen, so ergibt sich, daß die Tochterzone bei *P. longiseta* nie weiter vorn auftritt, als hinter dem ursprünglichen 21. Segment des Stammindividuums, bei *P. aquiseta* nie weiter vorn als hinter dessen ursprünglichem 20. Segment. Wohl aber kann die Tochterzone in bezug auf die alten Segmente des Stammtieres weit zurückliegen. Ein Individuum von *P. longiseta* hatte seine Zone hinter dem 24., das Tochterzoid hinter dem 17. Segment. Das ergibt für die Lage der Tochterzone hinter dem 34. alten Segment. Bei *P. aquiseta* lag die Zone eines Individuums hinter dem 16., die des Tochterzoids hinter dessen 17. Segment, letztere somit hinter dem 26. alten. Aber selbst in diesen Fällen trennen nicht mehr als 10 ursprüngliche Segmente die beiden Zonen.

Aus den Tabellen der Klone erschen wir, daß die Zone des Hinterzoids bei *P. longiseta* nie weiter zurückliegt als hinter dem 19. Segment, bei *P. aquiseta* nie weiter, als hinter dem 17. Segment. Somit sind abzüglich der 7 neuen Kopfsegmente vorhanden 12 bzw. 10 alte Segmente. Demnach schwankt also die Zahl der alten Segmente des Stammindividuums zwischen der Haupt- und der Tochterzone bei *P. longiseta* zwischen 7 und 12, bei *P. aquiseta* zwischen 7 und 10.

Nennen wir die Zahl der Segmente vor der Hauptzone n , die Zahl der Segmente vor der Tochterzone n_1 , so können wir nach den gefundenen Sätzen die Formel aufstellen für

$$\begin{aligned} P. longiseta \quad n + n_1 &\geq 28 \\ n_1 &= 14 \text{ bis } 19 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} P. aquiseta \quad n + n_1 &\geq 27 \\ n_1 &= 14 \text{ bis } 17. \end{aligned}$$

Damit ist zweifelsohne ein innerer Zusammenhang festgelegt. Die Lage der Tochterzone ist mitbedingt durch die Lage der Zone des Stammtieres.

d) Anzahl der gleichzeitig vorhandenen Zonen.

Bisher wurde hier nur das Verhältnis der Lage der Zone des Tochterzoids zu der des Stammindividuums beachtet, ohne Rücksicht

dem 13., 14., 15., 16. und 23. Segment. Schließlich noch eine Übersicht über die Zonenlage von 38 am 30. VI. 13 dem Aqu. IX entnommene *P. longiseta*, von denen 17 Individuen Zonen im Hinterzoid besaßen (S. 421).

Bei dreien der in der Tabelle aufgeführten Individuen ist in dem noch nicht abgelösten Hinterzoid nicht nur dessen Hauptzone, sondern außer dieser bereits noch eine weitere, 1 Segment weiter nach vorn gelegene Zone vorhanden. Es wurden aber auch Individuen mit bis zu 6 Zonen beobachtet, von denen außer der Hauptzone drei Vorderzonen und 2 Zonen im Hinterzoid ausgebildet waren. Es resultierten somit Ketten von 7 Zoiden. Auch hier zeigten sich die Segmentverhältnisse bei Tieren aus demselben Gefäß, zu gleicher Zeit entnommen, recht verschiedenartig. Einige Formeln der Segmentverhältnisse mögen dies erläutern:

$$14/1 + 7/7 + 8/1/8 = 46.$$

$$13/1/1/7 + 7/1/?$$

$$12/1 + 3/1 + 10/7 + 8/1/10 = 53$$

$$11/1/1/7 + 8/1/?$$

$$12/1/1 + 4/7 + 1 + 2/7 + 6/1/10 = 52$$

$$12/1/1 + 6/7 + 12/7 + 7/1/11 = 65.$$

e) Segmentweises Vorrücken und Sprünge der Zone nach rückwärts bei demselben Individuum.

Schon Frank Smith (1896) macht darauf aufmerksam, daß bei *P. leidy* (= *P. longiseta*) bei einunddemselben Individuum die Zone bei jeder Teilung um 1 Segment nach vorn rückt, bis zu einer vorderen Grenze, gewöhnlich beim 12. oder 13. Segment, worauf sie dann einige Segmente weiter hinten wieder auftritt. Piquet (1906) hat darauf hingewiesen, daß bei den aufeinander folgenden Teilungen desselben Tieres, wenn die Zone jedesmal um 1 Segment nach vorn rückt, dieses ursprüngliche Segment des Stamtieres in das betreffende Tochterzoid gelangt, während dessen sämtliche anderen Segmente neu ausgebildet werden. Auch Lipps (1920) erwähnt dasselbe bei *Stylaria lacustris*: »Sind die Teilungen so eine Zeitlang vor sich gegangen und ist damit die Länge des Muttertieres um ein Bedeutendes herabgemindert, so tritt durch Wachstumsvorgänge im Hinterende eine Regeneration der verloren gegangenen Segmente ein, meist nachdem vorher die Teilungsvorgänge zum Stillstand gekommen sind. Erst nachdem das Muttertier wieder eine Länge von 30—40 Segmenten erreicht hat, treten diese durch eine Teilung in der Mitte von neuem in die Erscheinung.«

Überblicken wir die Veränderungen der Zahl *n* bei den Vorderzoiden der Individuen der Klone A—O und V—X, so sehen wir diese

Angaben bestätigt. Um einen Überblick über die Gruppen von Segmenten zu gewinnen, welche sich die Zonen nach vorn bewegten, wurden folgende beiden Tabellen zusammengestellt:

Pristina longiseta. Klon A—O.

Anzahl der Fälle	Zone bewegte sich in Richtung ←— über Gruppen von Segmenten													
2	12	13	14											
3	12	13	14	15										
1	12	13	14	15	16	17								
4		13	14											
8		13	14	15										
11		13	14	15	16									
16			14	15										
17			14	15	16									
5			14	15	16	17								
19				15	16									
4				15	16	17								
3					16	17								
1					16	17	18	19						
1						17	18	19						
1							18	19						
1							18	19	20					
1								19	20	21				
1									20	21	22	23	24	
Sa. 99	6	29	67	84	61	15	4	5	3	2	1	1	1	

Pristina aquiseta. Klon V—X.

Anzahl der Fälle	Zone bewegte sich in Richtung ←— über Gruppen von Segmenten				
1	13	14			
1		14	15		
3		14	15	16	
3			15	16	
1			15	16	17
Sa. 9	1	5	8	7	1

Am längsten ist die Reihe, wo bei *P. longiseta* sich *n* von 17 bis auf 12, d. h. um 6 Segmente veränderte. Gruppen von 4 Segmenten sind nicht selten. Am häufigsten war eine Reihenfolge von 3 Segmenten, 16.—14., nämlich 17 mal, ferner 16.—13. 11 mal, Gruppen von 2 Segmenten kamen 43 mal vor, am häufigsten 16., 15., nämlich 19 mal.

Innerhalb sämtlicher Gruppen kommt die Reihenfolge der Segmente 16—14 34 mal vor, 15—13 23 mal, 17—15 10 mal, 15—14

61 mal und 16—15 57 mal. Es wird am häufigsten, nämlich 38 mal bis aufs 14., 23 mal aufs 13. und 23 mal aufs 15. Segment zurückgegangen. Bei *P. aquiseta* kamen nur 9 solche Gruppen des Rückwärtsschreitens der Zone vor. Davon wurde 4 mal bis aufs 14., 4 mal bis aufs 15. und 1 mal bis aufs 13. Segment zurückgegangen. 4 Gruppen von 3 Segmenten kamen vor, sonst nur solche von 2 Segmenten. Bei manchen Individuen wird mehrmals dieselbe Reihe durchlaufen, z. B. von $h_{1,2}$ vom 15.—12., von $h_{3,1}$ vom 16.—13. und von h_1 3 mal vom 16.—14. Segment.

Wo mehrfache Zonen auftreten, sehen wir die allmähliche Reduzierung von n bei demselben Individuum direkt augenfällig zu gleicher Zeit vorbereitet (vgl. Abschnitt III d), mitunter sogar an dem noch nicht abgelösten Tochterzoid. Die Zone rückt stets nur um ein Segment nach vorn. Niemals springt sie etwa um mehrere Segmente vorwärts. Ein solches Springen der Zone kann nur nach rückwärts geschehen. Es ist klar, daß die Zone dann hinter eines der in der Hauptzone neu gebildeten Segmente zu liegen kommen muß. In der folgenden Tabelle ist die Anzahl der Fälle angegeben, in welchen das reduzierte n der Vorderzoide in den Klonen A—O von *P. longiseta* durch Sprünge hinter ein neues Segment wieder einen größeren Wert erhielt.

		Zone sprang hinter das neue Segment							
		13	15	16	17	18	19	20	21
Zone vorgerückt bis hinter Segment	12	1	2						
	13	7	5	1					
	14	1	14	11					
	15		2	6	1				
	16			1	2				
	20								1

Am häufigsten unter den 55 Fällen geht die Zone um 2 Segmente nach rückwärts, nämlich 14 mal von 14 auf 15, 7 mal von 13 auf 14, 6 mal von 15 auf 16, 2 mal von 16 auf 17 und 1 mal von 20 auf 21. Häufig ist auch der Sprung von 14 auf 16. Die Tatsache, daß die Zone auf diese Weise nach rückwärts verlegt wurde, läßt sich oft an einem Individuum direkt ablesen, auch ohne daß man dessen aufeinanderfolgende Teilungen registriert hat. Die betreffenden, vor der Zone liegenden jungen Segmente sind durch ihre geringeren Dimensionen und ihre kürzeren Rückenborsten sofort als solche kenntlich. Erst wenn in dieser Zone selbst die Bildung neuer Segmente vorangeschritten ist, verwischt sich der Gegensatz. Bemerkenswert mag es scheinen, daß beim Zurückverlegen einer Zone, die bis hinter das 12. oder 13. Segment vorgerückt war, immer mindestens bis hinter

das 14. Segment zurückgegangen wird. Vielleicht ist es kein Zufall, daß wir das 14. Segment auch als dasjenige fanden, hinter dem mindestens nach vorn zu die erste Zone eines Individuums überhaupt angelegt wird.

Obenstehende Tabelle zeigt aber noch etwas anderes. Gelegentlich wird die Zone hinter dem gleichen Segment von neuem angelegt, hinter welchem eben die Teilung erfolgte. Das ist je 1 mal der Fall bei der Zone hinter dem 14. und 16. Segment und 2 mal bei der Zone hinter dem 15. Segment. Die Teilung entspricht dann dem Typus von *Nais*, wo gewöhnlich auch ständig hinter dem gleichen alten Segment die Zonen auftreten.

Wir sehen also: n kann seinen Wert bei jeder folgenden Teilung um 1 verringern, bis sein Mindestmaß 12 erreicht ist. Dann nimmt sein Wert wieder zu. Diese Zunahme kann aber auch schon vor der Erreichung des Mindestmaßes eintreten. Endlich kann der Wert von n sich gleich bleiben, wenn er 14 oder mehr beträgt.

Die Frage: wann springt die Zone nach rückwärts, können wir wenigstens so weit beantworten, als sich aus den Untersuchungen ergibt, daß sie es stets dann tut, wenn bei ihrem Vorrücken des Mindestmaßes des Wertes von $n + n_1 = 28$ erreicht worden ist. Oftmals aber springt die Zone bereits vorher zurück.

Um wieviel Segmente die Zone jeweils zurückverlegt wird, ergibt sich aus den Befunden bei den Klonen A bis O. In weit mehr als 75% aller Fälle stimmt da die Regel, daß die Zone

um 3 Segmente rückwärts geht, wenn die Differenz $n - n_1 = 3 - 5$,
" 2 " " " " " " " $n - n_1 = 2 - 3$,
" 1 " " " " " " " $n - n_1 = 1 - 2$.

Die Ausnahmen hiervon betreffen fast nur die Fälle, in denen sich der Wert von n nur um 1 erhöht.

f) Resorption angelegter Zonen.

Die Verhältnisse werden nun dadurch noch komplizierter, daß sich der Wert von n nicht nur nach jeder Teilung ändert, sondern daß er, ehe es zur fertigen Ausbildung neuer Segmente in einer bereits angelegten Zone kommt, ein anderer werden kann, indem die Zone dann resorbiert wird. Schon *Tauler* hat das plötzliche Verschwinden von Teilungszonen gesehen. *Galloway* (1899) bemerkte bei seinen Regenerationsversuchen an *Dero vaga*, daß die Ektodermverdickung der Zone schwand, wenn er das Hinterende des Tieres kurz vor den noch in Bildung begriffenen neuen Segmenten abschnitt. *Stolè* (1901) führt an, daß bei *Aeolosoma Hemprichi* unter ungünstigen Bedingungen, in altem Kulturwasser, die Zone undeutlich wird, die Einschnürungen, welche die Individuen einer Kette trennen, schwinden. *Lipps* erwähnt,

daß er dergleichen Beobachtungen an *Stylaria lacustris* nicht gemacht hat. Wohl aber sah Stolle (1921) vor dem Absterben einer Zucht von *Nais variabilis* fast bei allen Tieren die Zone schwinden. Ferner konnte er bei in tiefer Temperatur gehaltenen Zuchten und bei sehr alten Würmern einige Fälle von Resorption der Zonen feststellen.

Verf. beobachtete bei beiden Arten von *Pristina* eine ganze Anzahl von Fällen, in denen schon angelegte Zonen wieder verschwanden. Stets handelte es sich dabei nur um junge Zonen, die noch nicht weit in der Entwicklung vorgeschritten waren. *Die Resorption einer Zone ist nur dann möglich, wenn in derselben noch keine Segmente angelegt sind.* Eine Zone, die schon so weit entwickelt ist, daß einige der in ihr entstehenden Segmente bereits Borsten besitzen, kann nie mehr eingezogen werden.

Als Ursache für die Resorption einer Zone kann nach den Beobachtungen des Verf. in erster Linie wohl das Vorhandensein ungünstiger Bedingungen, vor allem Mangel an zureichender Nahrung gelten. Es liegt wohl ein ähnlicher Vorgang vor, wie es das Schwinden der Endsegmente einer nicht in Teilung begriffenen *Pristina* ist, das man leicht beobachten kann, wenn man das Tier in reinem Wasser ohne Nahrung hält. Verluste einzelner Körperpartien sind gleichfalls ein Grund, um eine angelegte Zone einzuschmelzen. Bei Gelegenheit der nachher zu besprechenden Regenerationsversuche wurden zahlreiche solche Fälle beobachtet, in denen junge Zonen resorbiert wurden. Andererseits fanden sich Stollés dahingehende Angaben bestätigt, daß beim Verlust von Körperpartien schon weiter entwickelte Zonen beschleunigt fertiggestellt wurden, so daß es dann bald zu einer Teilung kam.

Ein Tier, dessen Zone resorbiert wurde, kann, vor allem wenn ungünstige Bedingungen die Veranlassung waren, lange Zeit ohne eine solche bleiben. Das Individuum $h_{1.1.1.1}$ von *P. longiseta* hatte am 31. I. 14, am 32. Tage nach seiner Ablösung vom Stamtier die Formel $15 + 1/14$. 7 Tage später besaß es noch 30 Segmente, aber keine Spur einer Zone mehr; desgleichen nach weiteren 8 Tagen. Ein Individuum von *P. aquiseta* hatte am 19. III. 20 die Formel $16/1/7 + 12$. Nach 4 Tagen hatte es sich geteilt in zwei Tiere mit 23 und 20 Segmenten, die keine Spur einer Zone zeigten. Die beim Stamtier hinter dem 16. Segment angelegte Zone war also geschwunden. Ein anderes Individuum derselben Art mit der Formel $16/1 + 4/7 + 12$ wurde am 9. III. 20 isoliert. Am 13. III. hatte es sich geteilt in ein Tier mit 20 und das dem Vorderzoid entsprechende Individuum mit $17 + 4$ Segmenten. Auch hier war die Zone hinter dem 16. Segment völlig resorbiert. — Genau so wie eine Zone im Vorderzoid kann auch eine solche im Hinterzoid angelegte schwinden. Individuum c_2 von *P. lon-*

giseti mit der Formel $15//_7 + 8/5$ wurde vom 14. Tage nach seiner Ablösung von *C* ohne Nahrung gehalten. Nach 28 Tagen hatte es sich geteilt in ein dem Vorderzoid entsprechendes Tier mit $14//6$ Segmenten und einen Wurm mit $7 + 14$ Segmenten, der also nach so langer Zeit immer noch deutlich kleinere, weil neu angelegte, Kopfsegmente besaß und dessen Zone geschwunden war.

Eine Zone kann einige Zeit nach der Teilung wieder hinter dem gleichen Segment auftreten. Individuum $h_{1,10}$ hatte am 7. II. 14 die Formel $15/1 + 8//_7 + 15$. Am 15. II. hatte es sich geteilt in das Vorder-tier $h_{1,10}$ mit 24 Segmenten ohne Zone und $h_{1,10,1}$ mit 22 Segmenten. Am 28. II., also nach 13 Tagen, hatte $h_{1,10}$ wieder eine Zone hinter dem 16. Segment ($16//12$).

Endlich kann die geschwundene Zone hinter einem anderen Segment auftreten, als sie vorher lag. Individuum $h_{1,3}$ von *P. longiseti* hatte am 9. Tage nach seiner Ablösung vom Stamtier die Formel $16//13$. 7 Tage später war die Zone resorbiert. Noch 76 Tage später besaß es keinerlei Zone, ja seine Segmente waren von der ursprünglich erreichten Zahl 29 auf 27 heruntergegangen. 9 Tage darauf, am 101. Tage nach seiner Ablösung, jedoch besaß es bereits zwei Zonen, nämlich $16/1//10 = 27$, um sich nach weiteren 6 Tagen zu teilen. Die geschwundene Hauptzone hinter dem 16. war also hinter dem 17. Segment neu aufgetreten. Ein anderes Individuum von *P. longiseti* wurde am 15. X. 14 mit $19//18$ einem Glas entnommen, das den ganzen Sommer über im kühleren Keller gestanden hatte. Bereits nach 5 Tagen hatte es die Formel $20//17$. Seine Zone war also eingeschmolzen und ein Segment weiter hinten angelegt worden, die Temperaturerhöhung, frische Wasserauffüllung und Nahrungszusatz mögen der Grund gewesen sein. Also hier bei günstigeren Bedingungen eine Verlängerung des Vorderzoids gegen *Stoltes* Schlüsse. Daß die Teilungsintensität eine sehr lebhaft war, zeigte dieser Wurm nach weiteren 6 Tagen, denn da besaß er die Formel $18/1/1 + 3//_7 + 12/8 = 50$. Um 2 Segmente weiter hinten wurde die neue Zone bei Individuum *E* angelegt, nachdem dasselbe bereits in Zonen hinter dem 16., 15. und 14. Segment seine ersten 3 Tochterzoide geliefert hatte. Es besaß am 8. VII. 13 die Formel $13//8 = 21$. Am 12. VII. war die Zone geschwunden. Am 23. VII. war wieder eine Zone vorhanden, und zwar besaß das Tier die Formel $15//13$.

g) Einige Fälle einer außergewöhnlichen Lage der Zone.

Schon das so seltene Vorkommen einer Zone hinter Segment 11 deutet vielleicht darauf hin, daß hier Unregelmäßigkeiten, nicht ganz normale Verhältnisse vorliegen. Ein Individuum von *P. longiseti* vom 30. VI. 13 hatte die Formel $11/1//_7 + 8/1/1$, besaß also 5 Zonen, die

vorderste hinter dem 11. Segment. Es ließe sich denken, daß diese zwar angelegte Zone nie zur vollendeten Ausbildung gekommen, sondern vielleicht eingeschmolzen worden wäre. Daß aber Individuen mit solch niedrigem Wert für n der Hauptzone doch vorkommen, zeigt das für den Klon G , der leider durch einen Unfall nicht zur Ausführung kam, vorgesehene Ausgangstier mit $11//7$ Segmenten, das sich in dieser Verfassung unter anderen einem Aquarium entnommenen Pristinen fand. Da seine Kopfsegmente noch ganz jugendlich aussahen, das Tier auch nur 18 Segmente im ganzen aufwies, liegt die Vermutung nahe, daß es in diese Verfassung nicht auf natürlichem Wege gekommen war, sondern wohl infolge einer Verletzung unter Regeneration eines Kopfes die von allen übrigen abweichenden Segmentverhältnisse erlangt hatte.

Ein ungewöhnlich hoher Wert für n wurde nur einmal, bei dem Individuum $h_{1.1}$ beobachtet, nämlich die Zahl 24. Die Zone lag demnach hinter dem 31. alten Segment des Stamtieres. Daß dann die bei den folgenden Teilungen von diesem Individuum weitergebildeten Zonen ihrem schrittweisen Vorrücken entsprechend ebenfalls hohe Werte für n (23—20 und 21—19) besaßen, war nur die natürliche Folge dieser einmal vorhandenen, weit rückwärtigen Lage der ersten Zone. Das Tier lieferte 6 Tochterzoide, deren Zonen zweimal hinter dem 17., dreimal hinter dem 16. und einmal hinter dem 15. Segment lagen, also ganz so, wie wir es als das Normale gefunden hatten. Auch das Stamtier h_1 , von dem sich $h_{1.1}$ ablöste, verhielt sich ganz normal in bezug auf seine Zonenlage, wie aus der Tabelle des Klon H zu ersehen ist. Es lieferte 21 Tochterzoide, deren erste Zonen zweimal hinter dem 15., zehnmal hinter dem 16., achtmal hinter dem 17. Segment lagen. Nur $h_{1.1}$ machte die Ausnahme. Die Zonen von h_1 selbst wechseln auch nur zwischen der Lage hinter dem 16. bis zu der hinter dem 12. Segment. Betrachten wir die Geschichte von h_1 , so löste es sich mit 34 Segmenten *ohne* Zone von H ab. Nach 7 Tagen war seine Formel $12/1/1//25$, nach weiteren 4 Tagen $12/1/1//7+28$ und nach abermals 4 Tagen $12+2/1+4/7+1+8//7+17/13 = 72$, welche letztere Formel wir schon kennen lernten. 5 Tage darauf hatte es sich geteilt in h_1 mit $12+8/7+1+10//7+1+11$ und $h_{1.1}$ mit $24//15$. Die Entstehung dieses hohen Wertes 24 für n ließe sich wohl so erklären, daß man annimmt, im Tochterzoid von h_1 sei, als dieses die obige Formel $12/1/1//25$ besaß, die bei dessen zahlreichen Segmenten zu erwartende Zone ausgefallen. Das Tochterzoid $h_{1.1}$ besaß ja nach der nächsten Formel sogar $7+28 = 35$ Segmente und noch keine Zone. An Stelle der ausgefallenen Tochterzone ist dann wohl gleich die Enkelzone, also die für das vom Tochterzoid zu liefernde Einzelzoid aufgetreten. Nur so läßt sich wohl der auffallende Unterschied in der

Länge der beiden Zoide des Stamtiers h_1 erklären, dessen Vorderzoid nur 14, dessen Hinterzoid dagegen 25, nachher sogar 35 Segmente besaß. Die Zone legt sich sonst bei *Pristina* stets ungefähr in der Körpermitte oder etwas mehr dem Hinterende genähert an. Nehmen wir als Wert für n der ausgefallen gedachten Tochterzone die bei dieser Art am häufigsten gefundene Zahl 16 an, so hätte sie hinter dem 24. Segment von h_1 gelegen. Die nun wirklich aufgetretene Zone von $h_{1,1}$, die wir als die Enkelzone von h_1 ansehen möchten, würde dann ebenfalls einen normalen Wert für n , nämlich 15, besitzen. Bei dem Vorrücken im Laufe der folgenden Teilungen gelangt diese Zone dann in das Gebiet der ausgefallen gedachten Zone, wenn auch weiter rückwärts, als wir für dieselbe annahmen, nämlich hinter das 20. und 19. Segment, die ja, wie wir früher sahen, für alle übrigen Fälle den Grenzbereich der Zone nach hinten bedeuten.

Eine Unregelmäßigkeit in der Zonenbildung hatte eine *P. longiseta* mit der Formel $15//6/6$. Zwischen der Hauptzone und der Tochterzone lagen, entgegen der Regel, die wir fanden, daß es mindestens 7 sein müßten, nur 6 alte Segmente. Das hatte denn auch zur Folge, daß das Tier den Fehler korrigierte, indem es die falsch angelegte Tochterzone einschmolz. Schon 3 Tage später hatte es die Formel $15 + 2//7 + 13$.

Besonders interessant aber ist ein Fall im Klon *K*, wo eine solche regelwidrig aufgetretene Zone beseitigt und durch eine normale ersetzt wurde. Das Ausgangsindividuum *K* hatte am 6. XII. 13 die Formel $17/1 + 3/1 + 9//7 + 12/11$. Am 11. XII. hatte es sich geteilt in *K* und k_1 mit $16/2/1 + 3//7 + 14$. Abnormerweise lag die 2. Vorderzone 2 Segmente statt des sonst stets üblichen einen vor der ersten Vorderzone. Das hatte zur Folge, daß bald Störungen auftraten. Am 21. XII. hatte sich das Hinterzoid $k_{1,1}$ mit $16//11$ abgelöst. k_1 aber hatte die Formel $15/1 + 4/4 + 1/1 + 7//7 + 16$. Die fehlende Zone hinter dem 17. Segment war also noch nachträglich gebildet worden. Aber während sonst die Bildung neuer Segmente in den Vorderzonen regelmäßig so vor sich geht, daß die der 1. Vorderzone am weitesten vorgeschritten sind, dann die der 2. Vorderzone, endlich die der 3. Vorderzone folgen, waren hier in der 1. Vorderzone, also hinter dem 17. Segment, noch gar keine neuen Segmente ausgebildet, weil eben die Zone selbst erst ganz neu war. Dagegen hatte die 2. Vorderzone hinter dem 16. Segment bereits nach vorn 4 neue Endsegmente, nach hinten aber 4 neue Kopfsegmente gebildet. Dieses war die Ursache der sich im folgenden ergebenden Anomalie. Am 30. XII. lieferte k_1 sein 2. Tochterzoid $k_{1,2}$ mit 24 Segmenten, während es selbst die Formel $15/1 + 9//7 + 1/7 + 1 + 7$ besaß. An die Stelle der eben hinter Segment 18 gelegenen Hauptzone war nicht die Zone hinter dem 17. Segment, wie üblich getreten, sondern die hinter dem 16. Segment, die ja die ältere war. Die Zone

hinter dem 17. Segment geriet auf diese Weise in das Hinterzoid $k_{1,2}$ und lag da nun ganz abnorm hinter dessen 8. Segment. Zwischen Haupt- und Tochterzone befand sich überhaupt nur 1 altes Segment. Trotzdem kam es am 6. I. 14 zur Teilung, und das abgelöste $k_{1,2}$ hatte nur 8//16 Segmente. Jetzt trat die Korrektur des abnormen Zustands ein. Am 18. I. besaß $k_{1,2}$ noch seine 24 Segmente, die unvorschriftmäßige Zone aber war spurlos geschwunden. Am 7. II. war eine neue Zone vorhanden, und zwar ganz normal hinter dem 16. Segment, so daß das Tier die Formel 16//10 besaß.

h) Verschiedenes Alter der einzelnen Segmente eines Individuums.

Stolte (1921) macht darauf aufmerksam, daß sämtliche Segmente eines auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Individuums von *Nais* das gleiche Alter haben. Daß bei Naididen mit einem Teilungstypus, wie er sich auch bei *Pristina* findet, andere Verhältnisse obwalten, erkannte bereits Bourne (1891). Die schematische Abb. 8 zeigt, wie die Segmente eines Ausgangstieres *T* unter dessen Nachkommen verteilt werden. Die ursprünglichen Segmente von *T* sind schwarz, die in den Zonen und an den Hinterenden neugebildeten punktiert gehalten. Die Zahl der Segmente ist an den markierten Rückenborsten kenntlich. Es resultieren 4 Typen:

a) mit den ursprünglichen 7 Kopfsegmenten und einer größeren Anzahl ursprünglicher Segmente, die infolge des schrittweisen Vorrückens der Zone noch reduziert werden, jedoch nie weniger als 4 sein können, da die Zone nicht weiter vorn als hinter dem 11. Segment liegt. Somit bleibt dieser Typus bei allen weiteren Teilungen konstant im Besitz seiner mindestens 11 alten Segmente.

b) Die 7 Kopfsegmente sind neu, darauf folgen mindestens 4 alte Segmente, alles übrige ist neu.

c) Die 7 Kopfsegmente sind neu, nur 1 ursprüngliches Segment als 8. ist vorhanden, alle folgenden sind neu gebildet.

d) Sämtliche Segmente sind neu; kein Segment des Stamtieres ist vorhanden.

e) Sämtliche Segmente sind neu; nur das Endsegment des Stamtieres ist vorhanden.

Betrachtet man z. B. das Stamtier des Klons *H*, so verteilen sich dessen Nachkommen folgendermaßen auf die 5 Typen:

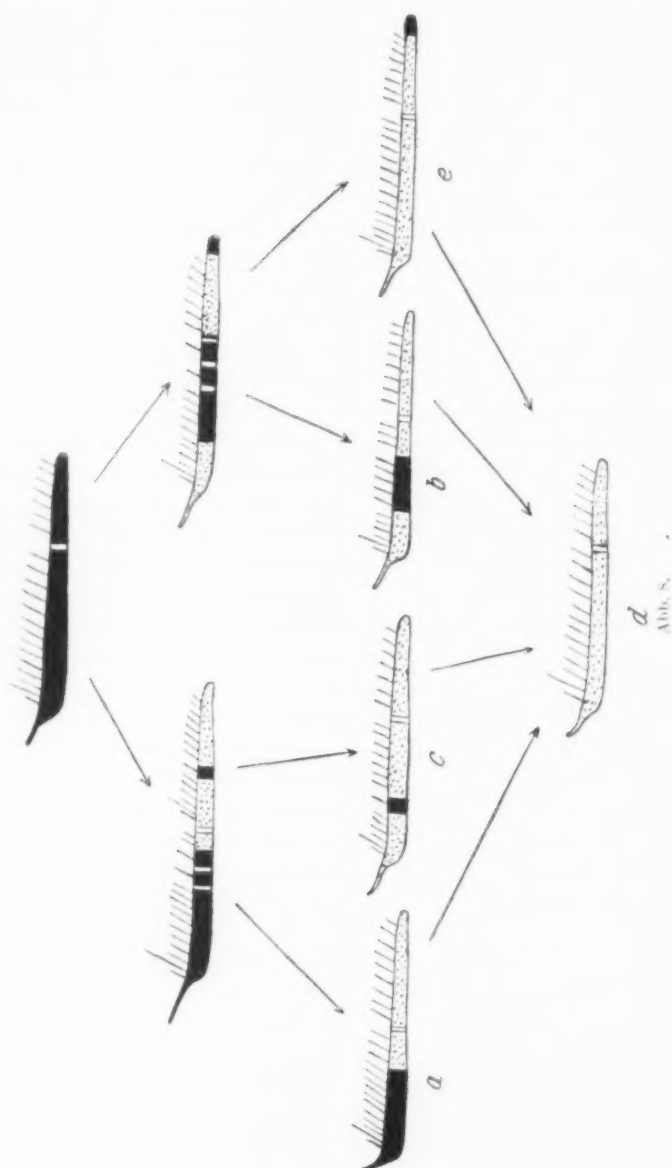
Typus a: *H* nach Ablösung des ersten Tochterzoids.

» b: h_1 nach Ablösung von $h_{1,2}$. $h_{1,1}$.

» c: $h_{1,2}$, $h_{1,3}$, h_2 , h_3 , h_4 .

» d: h_5 , h_6 , h_7 , . . . $h_{1,4}$, $h_{2,1}$, usw.

» e: h_1 , $h_{1,1}$, $h_{1,1,1}$. . . usw., immer jeweils vor der ersten Teilung.



Eine besondere Bedeutung, vor allem in bezug auf die Zonenlage, kommt diesen Typen wohl kaum zu. Wenigstens ergab eine entsprechende Zusammenstellung aus den Klonen keinerlei greifbare Resultate. Man könnte höchstens daran denken, wie schon *Bourne* es tat,

daß den weitergegebenen Segmenten dann vielleicht ein gewisser Einfluß auf das Schicksal dieser Individuen zukäme, wenn sie ursprünglich einem Tier angehörten, das auf geschlechtlichem Wege, aus dem Ei entstanden war. Namentlich in bezug auf die Entstehung geschlechtsreifer Formen könnte das von Bedeutung sein, wenn man bedenkt, daß die Gonaden im 7. und 8. Segment liegen. Da sich, wenigstens in unserem Beispiel des Klons *H*, die alten Segmente aber nur auf 8 Individuen verteilen, so ist anzunehmen, daß diese Tiere schließlich an Alter zugrunde gehen, so daß nur noch solche mit neu gebildeten Segmenten übrig bleiben. Wir kennen das erreichbare Alter nicht, h_1 war 146 Tage alt, als es sein 21. Tochterzoid abgab. Immerhin wird ein solches Individuum wohl kaum ein volles Jahr erreichen. Da unsere Zuchten in den Aquarien sich über eine ganze Reihe von Jahren erstreckten und stets nur ungeschlechtliche Vermehrung stattfand, ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß nur noch Individuen mit neuen, nicht aus dem Ei entstandenen Segmenten vorhanden waren. Eine einzige Ausnahme von der Regel, daß in älteren Zuchten keine aus dem Ei entstandene Segmente mehr vorhanden sind, könnte nur das Tier machen, das, dem Typus *e* angehörend, das alte Schwanzsegment enthält und weitergibt. Das ist aber von jedem Ausgangstier zu jeder Zeit immer nur einziges Individuum. Dieses Schwanzsegment ist tatsächlich unsterblich, wenn es nicht durch Unfall verloren geht oder sein jeweiliger Träger stirbt, ehe er sich geteilt hat.

Aber selbst nach dem Verschwinden der alten, aus Eiern entstandenen Segmente können wir auch unter den nunmehr übrig gebliebenen Individuen doch noch unsere Typen unterscheiden. Die alten Segmente stammen da nämlich mindestens vom Großmutterzoid ab (*a*, *b*, *c*), während die Individuen des Typus *d* nur Segmente des Mutterzoids besitzen, immerhin Unterschiede, die auf den Ablauf der Lebenserscheinungen von Einfluß sein könnten.

i) Individuen mit Magen im 7. Segment.

In der systematischen Literatur der *Naididae* wird oft in der Gattungs- oder Artdiagnose die Lage der Magenerweiterung (Chylusmagen, *Michaelsen* 1913) angegeben, soweit eine solche vorhanden ist. Bei der Gattung *Pristina* liegt dieses Organ normalerweise im 8. Segment. Es sind aber nicht selten in der Natur Individuen gefangen worden, bei denen sich der Magen im 7. Segment befand. *Schuster* (1915) gibt für *P. Forli* das 7. und 8. Segment an. Bei seiner *P. palustris* fand er den Magen im 7. Segment. Für *P. aquiseta* hat schon *Piquet* (1909) das 8. Segment als das normale für den Magen erkannt. Bei *P. longiseta* fand ihn *Schuster* bei 11 Tieren im 8., bei 3 im 7. Segment. Derselben Autor kamen auch einzelne Exemplare von *Stylaria*

lacustris zu Gesicht, deren Magen ebenfalls in 7. statt normal im 8. Segment lag. Bei sämtlichen vom Verf. durchgesehenen Individuen dieser Art befand sich die Magenerweiterung stets im 9. Segment. Da in der Literatur, wie auch von *Schuster*, das 8. als das normale angegeben wird, bedürfte diese Frage einer weiteren Untersuchung.

Unter den mehreren Tausenden von untersuchten Individuen der beiden *Pristina*-Arten, die stets daraufhin besonders angesehen wurden, fand Verf. nun ebenfalls eine kleine Anzahl mit Magen im 7. Segment. Es waren 3 Individuen von *P. longiseta*, darunter das Stammtier des Klons *F*, und 14 Individuen von *P. aquiseta*, von der allein aus den Aqu. I—IV 1200 Exemplare durchgesehen wurden. Es handelte sich dabei stets um Tiere ohne Zone oder um die Vorderzoide von in Teilung begriffenen Würmern. *Niemals lag der Magen bei einem Hinterzoid anders als im 8. Segment*. Ebenso verhielten sich sämtliche von solchen Tieren mit abnorm gelagertem Magen gezogene Nachkommen normal in bezug auf den Magen, d. h. sie hatten denselben im 8. Segment.

Wenn sich schon hieraus schließen läßt, daß wir es bei der anomalen Lage des Magens mit einer nicht natürlichen Erwerbung zu tun haben, so wird eine solche Annahme durch das Aussehen vieler der betreffenden Individuen noch bestätigt. Diese zeigten teilweise ganz deutlich, daß ihr Vorderende regeneriert war, also verletzt gewesen sein mußte. Einige hatten direkt ein schief zur Körperachse angelegtes Vorderende, so daß über eine vorausgegangene Verletzung kein Zweifel sein konnte.

Endlich bestätigen die gleich nachher zu besprechenden Regenerationsversuche des Verf. diese Annahme, indem sich durch geeignetes Durchschneiden Individuen erzeugen ließen, die nach vollendeter Regeneration den Magen im 7. Segment besaßen. Es ist leicht zu denken, daß die in der Natur den Angriffen von kleinen Fischen, Krebsen und anderen Tieren ausgesetzten Würmer auch einmal nur ihr Vorderende einbüßen können. Bei der folgenden Regeneration entstehen dann, wenn die Bedingungen gerade günstig liegen, die Exemplare mit Magen im 7. Segment. Wie nicht anders zu erwarten, zeigte sich bei den vom Verf. gefundenen Individuen mit abnorm gelagertem Magen kein auffallender Unterschied in der Lage der Zone gegenüber den sonstigen Tieren. Trotz aller Versuche gelang es Verf. bei *Stylaria lacustris* in keinem Falle, durch diese Regenerationsmethode eine abnorme Lage des Magens zu erzielen. Stets lag derselbe normal im 9. Segment, bzw. wurde er dort angelegt.

Eines der vom Verf. gefundenen Exemplare von *P. aquiseta* mit Magen im 7. Segment besaß auch im 4. Segment ventral Riesenborsten, während solche, wie wir im ersten Teile dieser Arbeit sahen, sonst

stets im 5. Segment auftraten. Die Verlagerung des Magens kommt, wie sich bei der Regeneration zeigt, dadurch zustande, daß ein Kopfsegment zuwenig gebildet wird. Wenn nun auch die Riesenborsten um ein Segment zu weit vorn liegen, so ergibt sich, daß das fehlende Segment eines der vier ersten Segmente ist.

Schuster gibt als eines der Hauptmerkmale der von ihm neu aufgestellten *P. palustris*, deren Exemplare (die Zahl nennt er nicht) er sämtlich mit Magen im 7. Segment fand, an, die dorsalen Haarborsten der vorderen Segmente seien kürzer als die übrigen, und die vordersten Nephridien lägen im 8. Segment, während sie sonst bei *Pristina* im 9. liegen. Das alles scheint dafür zu sprechen, daß die betreffenden Würmer Individuen von *P. aquiseta*, eventuell von *P. Foreli*, mit regenerierten Vorderenden waren. Derselbe Autor vergleicht seinen Befund mit den Verhältnissen bei *Nais pardalis*, deren Magen normalerweise im 7. Segment liegt, wie es Piguet von seinen Schweizer Exemplaren beschreibt. Schuster sagt, die Exemplare aus Tümpeln der Elsterauen und Pleißenaltwässer zeigten interessante Abweichungen, da bei ihnen die plötzliche Darmerweiterung meist im 6. Segment lag und die dorsalen Borsten oft eine abenteuerliche Form aufwiesen, in der Nähe des Nodus eine ungewöhnliche Kurve beschrieben. Das scheint doch darauf hinzudeuten, daß hier eine Störung im Vorderende vorgelegen hat.

Piguet (1906) fand verschiedene Male Individuen von *Nais communis* mit nur 4 statt 5 Segmenten vor dem ersten Dorsalborsten tragenden Segment. Dieser Autor will nicht an eine unvollständige Regeneration des Vorderendes glauben, möchte die Anomalie lieber auf Unregelmäßigkeiten bei der Knospung zurückführen. Die Beobachtungen und Versuche des Verf. lehren, daß zum mindesten bei *Pristina* das Gegenteil der Fall ist.

k) Künstliche Zerteilung und Regeneration.

Die verschiedene Regenerationskraft der einzelnen Körperregionen von Oligochaeten ist bereits Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Es seien nur erwähnt die Arbeiten von Bülow (1883), Morgan (1895/96), Hescheler (1896), Michel (1896/97), Rievel (1896), Hopke (1897), Korschelt (1897/98), Brode (1898), Hase (1898), Wagner (1900), Abel (1902), Müller (1908), Kreckler (1910), Tirala (1912), Janda (1912) und Stolle (1921). Entsprechende Versuche mit *Pristina* bestätigten die Ergebnisse jener Autoren. Es sollen darum hier nur die Verhältnisse gestreift werden, die vielleicht in eine Beziehung zur Zonenlage gebracht werden könnten.

Bei beiden Arten sind abgeschnittene Vorderenden mit mindestens 9 Segmenten lebensfähig und regenerieren bei reichlich vorhandener

Nahrung sehr schnell die verlorenen Hinterenden. Dagegen gehen Vorderenden mit nur 8 oder weniger Segmenten stets unfehlbar zugrunde, meist in 1–2 Tagen. In einem einzigen Falle konnte ein Vorderende mit 8 Segmenten 8 Tage lang am Leben erhalten werden. Den Grund für das Zugrundegehen solcher kurzen Vorderenden erkennt man bereits vor Ablauf von $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Operation an ihrem starken Aufschwellen. Alle Segmente werden blasig aufgetrieben, so daß sich dieser Teil des Tieres nicht mehr bewegen kann, da sich die Muskeln des Hautmuskelschlauches nicht zu kontrahieren vermögen. Es fehlt dieser Körperpartie ein Exkretionsorgan, denn das vorderste Nephridium liegt ja im 9. Segment, und so kann das zweifellos hineindiffundierende Wasser nicht entfernt werden. Daß auch sonst wohl ständig Wasser durch die Körperwand in die Leibeshöhle diffundiert, erkennt man wohl daran, daß auch bei unverletzten Individuen die Wimpern in den Nephridialkanälen ununterbrochen lebhaft schlagen. So läßt sich denn durch eine Erhöhung des Salzgehaltes des umgebenden Wassers, ja auch durch Zusatz von Glycerin oder eines Tropfens verdünnter Kokainlösung die Schwellung der aufgetriebenen Vorderenden wenigstens für eine gewisse Zeit zum Rückgang bringen, mitunter sogar bis unter das normale Maß, so daß eine Art Schrumpfung eintritt, die aber nach etwa 10 Minuten wieder ausgeglichen erscheint.

Die Regenerationskraft der nach Entfernung von einer gewissen Anzahl von Vordersegmenten verbleibenden Rumpfteile ist bei beiden Arten eine etwas verschiedene. Es regeneriert

P. longista

nach Verlust der vordersten	1–3	Segmente	den Verlust
	4–6	»	den Verlust oder
			1 Segment weniger
	7–13	»	5 Segmente
	14 oder 16	»	6 „
	22	»	5 „

P. acquista

nach Verlust der vordersten	8 Segmente	5–6 Segmente
	9	» 4–7 „
	10	» 4 „
	16	» 5 „
	19	» 4 „

Interessant ist dabei das Verhalten des Magens, namentlich bei *P. longista*, auf die sich das Folgende bezieht. Falls der bereits vorhandene Magen infolge der durch den Regenerationsprozeß eventuell veränderten Zahl der vorderen Segmente nicht ins 8. der neu gezählten

Segmente kommt, wird er rückgebildet und im nunmehrigen 8. Segment neu angelegt durch Umbildung des dort vorhandenen Darmabschnittes. Diese Umlagerung des Magens geschieht bereits während der Differenzierung der neuen Vordersegmente in der Regenerationsknospe. War der alte Magen mit entfernt, so bildet sich ohne weiteres der Darmabschnitt des nach vollendeter Regeneration als 8. zu zählenden Segments entsprechend um. In jedem Falle wird auch der auf die Magenerweiterung folgende engere Teil des Darmes, der sogenannte Übergangsdarm, entsprechend angelegt. Nur bei einem Verlust der vordersten 4—6 Segmente bleibt, falls dabei ein Segment weniger regeneriert wird, der alte Magen bestehen, so daß er nun ins 7. Segment zu liegen kommt. Unter 12 Fällen geschah es dreimal, daß ein Segment weniger neu gebildet wurde als verloren gingen, und 3 Individuen erhielten so einen Magen im 7. Segment. Wurden bei noch nicht abgelösten Hinterzoiden mit bereits fertig gebildeten Kopfsegmenten diese 7 entfernt, so regenerierten die übrig bleibenden Rumpfstücke der Hinterzoide nur 6 neue Kopfsegmente, so daß ihr bereits ausgebildeter Magen ebenfalls ins 7. Segment zu liegen kam. Mitunter aber regenerierten diese Stücke nur 5 neue Kopfsegmente, bildeten ihren Magen zurück und legten ihn um 1 Segment weiter zurück, so daß er nun ebenfalls ins 7. Segment zu liegen kam.

Die Erhöhung der Zahl der regenerierten Vordersegmente bei Verlust von 14 oder 16 Segmenten bei *P. longiseta* und von 16 Segmenten bei *P. aquiseta* erklärt sich wohl damit, daß in dieser Gegend die Zonenbildung stattfindet, also erhöhte Regenerationskraft vorhanden ist. Von solcher zeugen auch Stücke von nur wenigen Segmenten, die aus der Zonenegend herausgeschnitten wurden. Aus einer *P. aquiseta* mit 13/9 Segmenten wurde ein Stück mit der Zone 4/1 isoliert. Nach 23 Tagen hatte es sich regeneriert zu $3 + 4 + 1/1 + 2$. Nach weiteren 10 Tagen hatte es sich geteilt. Das Hinterstück war mazeriert, das Vorderzoid zeigte sich mit $5 + 4 + 1$ völlig lebensfähig. — Aus einem anderen Tier der gleichen Art mit 14/8 Segmenten wurde ein Stück 6/2 isoliert. Nach 3 Tagen hatte sich dasselbe geteilt. Das Vorderstück ging zugrunde, das Hinterzoid wies nach weiteren 13 Tagen die Formel $7 + 2 + 3$ auf. — Wieder einem anderen Wurm mit 13/1/1/5/7 + 10 wurde das Mittelstück 2/1/1/5/7 + 1 entnommen. Zunächst schwand die vorderste Zone und das Hinterzoid löste sich ab, um zu mazerieren. Der Rest hatte nach 20 Tagen die Formel $3/7 + 1 + 6$. Hinter der einzigen jetzt noch vorhandenen Zone hatte sich somit ein völlig lebensfähiges Individuum mit 14 Segmenten regeneriert. — Endlich wurden aus einem Wurm mit 13/1/1/7 + 8 folgende Segmente isoliert: 1/1/1/7 + 1. Nach 6 Tagen war die vorderste Zone geschwunden und das Stück hatte die Formel $2/1 + 2/7 + 1$. Nach 2 Tagen war die

Regeneration so weit vorgeschritten, daß es die Formel $2/7 + 1 + 2/7 + 1$ aufwies. Abb. 9 stellt das auf diesem Stadium konservierte Regenerat nach dem Leben gezeichnet dar. Während die vordersten beiden alten Segmente isoliert sicher nicht hätten weiter leben können, war das lediglich aus einem alten Segment und seinem Anteil an den Bildungen der folgenden Zonen hervorgegangene Mittelindividuum durch aus lebensfähig. Ob sich das Gleiche von dem Hinterzoid sagen läßt, scheint fraglich, denn dasselbe zeigte noch keinerlei Andeutungen von Regeneration neuer Endsegmente. Bemerkenswert erscheint, daß das

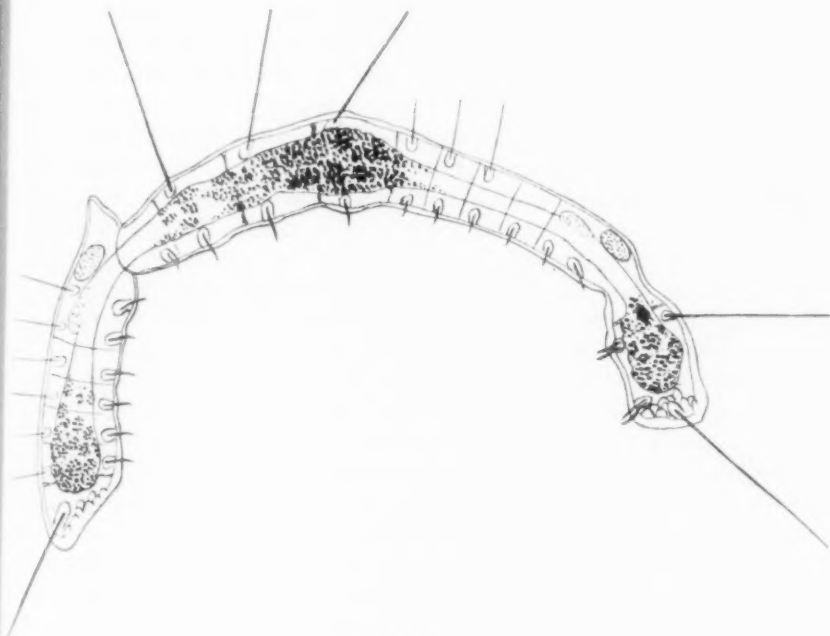


Abb. 9.

ganze, aus nur 4 alten Segmenten bestehende Stück 2 vollständig ausgebildete neue Vorderenden besaß.

Daß Regenerate selbst instand sind, wieder völlig normale Individuen zu liefern zeigt z. B. folgender Fall. Eine *P. longiseta* mit 16//16 Segmenten wurde hinter Segment 16 durchschnitten. Nach 17 Tagen hatte das Vorderende 11 Segmente regeneriert und wieder eine Zone hinter 16 angelegt. Sein Hinterzoid bestand somit durchaus aus durch Regeneration neu gebildeten Segmenten. Daß es durchaus lebenskräftig war, geht daraus hervor, daß es innerhalb von 78 Tagen 5 Tochterzoide lieferte und nach deren Ablösung die auf eine üppige

Vermehrungskraft deutende Formel $13 + \frac{2}{1} + \frac{5}{7} + \frac{9}{8}$ besaß. Das Gleiche zeigte sein 5. Tochterzoid mit seinen 2 Zonen sofort nach der Ablösung mit der Formel $15/1/12$.

1) Beziehungen zwischen der Lage der Zonen und den Exkretionsorganen.

Wie bei den Naididen allgemein, ist auch bei *Pristina*, abgesehen von dem cephalisierten Vorderende und der Wachstumszone am Hinterende, die innere Anatomie der sich auch äußerlich einander völlig gleichenden Rumpfsegmente eine durchaus gleichartige. Es gleicht ein Segment völlig dem anderen. Nur ein Organsystem macht hierin eine Ausnahme, die Exkretionsorgane. Es finden sich nämlich *keineswegs in jedem Segment*, etwa nach Art der von den Lumbriciden bekannten Anordnung, ein Paar Nephridien. Ja, diese Organe treten selbst in den Segmenten, wo sie vorhanden sind, nur äußerst selten paarweise auf. *Gewöhnlich ist nur ein Nephridium, und zwar allermeist das linke, in den betreffenden Segmenten ausgebildet.* Das vorderste Nephridium befindet sich, wie bereits früher erwähnt wurde, normalerweise im 9. Segment. Schon *Frank Smith* (1896) gibt das so für *P. Leidyi* (= *longiseta*) an. Er fand unter mehr als 30 Individuen 5 mit nur je einem im 9. Segment und in den nächstfolgenden Segmenten gewöhnlich nur ein einzelnes, in 8% der Fälle jedoch zwei, während sie in 9% der Fälle in diesen folgenden Segmenten ganz fehlten. Er sagt ausdrücklich, daß bei nur einem Nephridium im Segment dieses in 90% der Fälle auf der linken Seite lag. *Vejdovsky* hat Exemplare von *P. longiseta* aus Böhmen beschrieben, bei denen das vorderste Nephridium im 10. Segment lag. Desgleichen *Bretscher* (1896) für Exemplare aus der Gegend von Zürich. Es sei hier daran erinnert, daß sich bei den weitaus meisten Naididen das vorderste Nephridium im 7. Segment befindet. Wir hätten es also bei *Pristina* mit der gleichen Verschiebung um 2 Segmente nach rückwärts zu tun, wie wir das schon bezüglich der Geschlechtsorgane und der Zahl der in den Teilungszonen neugebildeten Kopfsegmente konstatierten.

Stephenson (1907) ist der einzige, der gelegentlich seiner Untersuchungen an *Chaetogaster pellucidus* von Punjab auf die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen Exkretionsorganen und der Lage der Teilungszone hingewiesen hat. Bei jener Art liegen die vordersten Nephridien normalerweise im 7. und 8. Segment, während sich die Zone hinter dem 8. befindet, worauf ein Nephridium im 10. Segment folgt. Dieses wird nach der Teilung zum 7. des Tochterzoids, da in der Teilungszone 5 Kopfsegmente gebildet werden. Wie wir sehen werden, liegen die Verhältnisse bei *Pristina* ähnlich.

Betrachten wir zunächst die Lage der Nephridien bei *P. longiseta*. Bei dem Individuum I der Klone, das hinter dem 12. Segment eine

Teilungszone besaß, waren dieselben auf folgende Segmente verteilt: 9. 10. 12./13. 15. 16. 17. 18. 19. Nach der Teilung besaß das Vorderzoid 24 Segmente und Nephridien im 9. 10. 12. 13. 15. 16. 17. 18. Segment. Bemerkenswert ist, daß auch in dem vom 13. Segment an neu gebildeten Hinterende das 14. Segment, wie vorher das alte 14., kein Exkretionsorgan besitzt. Die Zone trat später hinter dem 15. Segment auf. Es besaß also beidemal das Segment, in welchem sich die Zone bildete (das 13. bzw. 16.), ein Nephridium. Da ein solches Organ nie im 8. Segment gefunden wurde, das betreffende Segment aber nach der Teilung zum 8. des Tochtertieres werden mußte, so müssen wir annehmen, daß diese Nephridien resorbiert wurden. Das erste abgelöste Hinterzoid i_1 besaß denn auch das vorderste Exkretionsorgan im 10. Segment, das dem 15. des Stammtieres *K* entspricht. Die vollständige Reihe der Nephridien von i_1 war 10. 19. 20. 21. 22. Segment. Die Zone trat hinter dem 17. auf, so daß nun normal das folgende Nephridium des alten 19. Segments ins 9. Segment des Hinterzooids zu liegen kam.

Hier noch einige Zusammenstellungen der Gruppierung der Exkretionsorgane dieser Art.

9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 20. 21. 22. (23. rechts) 24. 26. 27. Individuum mit 36 Segmenten. Zone später hinter 19. Segment.

9. 10. 11. 13. 14. 15. 20. 22. 25. 28. Individuum mit 35 Segmenten.

10. 11. 12. 13. 14. 19. 20. 22. 24. Individuum mit 30 Segmenten. Zone später hinter dem 17. Segment.

Im allgemeinen fanden sich 8—14 Nephridien in einem Individuum. In einem Falle wurde ein paariges beobachtet. In zwei Fällen lag das vorderste im 10. Segment. Einige Nephridien lagen auch hier rechts. In den weitaus meisten Fällen trat die Zone hinter einem solchen Segment auf, daß das folgende Exkretionsorgan in das 9. Segment des Hinterzooids zu liegen kommen mußte.

Etwas genauer wurden die Verhältnisse bei *P. aquiseta* studiert. Die Nephridien sind hier noch weniger zahlreich als bei der anderen Art. Sie finden sich bald zusammengedrängt in den dicht aufeinander folgenden Segmenten vom 9. an, z. B. im 9.—14. je eines, bald in mehr oder weniger zerstreuter Anordnung, z. B. im 9. 10. 12. 14. oder im 9. 11. 13. 15., bald mit noch größeren Lücken, z. B. im 9. 13. 14. 16. oder 9. 13. 14. 17. 18. 20., ja auch Kombinationen wie diese 9. 17. 18. kommen vor. Ebenso wie das 9. Segment enthält auch meistens das 10. ein Exkretionsorgan. Es fehlte im 10. Segment bei 27% der Individuen. Die folgende Tabelle zeigt die Verteilung der Nephridien auf die einzelnen Segmente aus einem Material von 100 Individuen, die in der Zeit vom März 1920 bis Januar 1921 den Aquarien entnommen wurden und von denen 36 eine Teilungszone besaßen.

| Nephridien im Segment | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 |
|-----------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| bei Individuen | 95 | 73 | 55 | 64 | 54 | 46 | 19 | 16 | 36 | 30 | 22 | 9 | 4 | 1 |

Die geringste Zahl von Nephridien, die beobachtet wurde, war 2 bei einem Individuum mit 20 Segmenten, während ein anderes mit nur 13 Segmenten deren 4, eines mit 18 Segmenten deren 5 einzelne besaß. Die höchste Zahl von Exkretionsorganen dagegen war 9 bei einem Tier mit $15 + 4/7 + 11$ Segmenten, und zwar im 9. 10. 12. 13. 14. 17. 18. 19. 20. Segment und bei einem anderen mit $15 + 2/7$, und zwar im 9. 10. 11. 12. 13. 14. 18. 19. 20. Segment. Unter 181 Individuen besaßen $8 = 4\%$ das vorderste Nephridium im 10. statt im 9. Segment und bei $5 = 3\%$ von ihnen war das vorderste Nephridium paarig. Ein Nephridienpaar fand sich stets nur im 9. Segment, also als vorderstes der Exkretionsorgane. Nur bei einem Exemplar mit $14/11$ Segmenten, das im 9.—13. Segment je ein einzelnes, linkes Nephridium besaß, enthielt das 16. Segment ein Paar Exkretionsorgane. Da dieses Segment aber der Lage der Zone nach dem 9. des Tochterzoids entspricht, haben wir hier kein abweichendes Verhalten zu konstatieren.

Unter 100 Individuen führten 20 einzelne der Nephridien auf der rechten Seite, und zwar waren es von den insgesamt 531 Nephridien dieser 100 Würmer $45 = 8\%$, welche rechts lagen.

Betrachten wir nun das Verhältnis der Lage der Zone zu der der Exkretionsorgane, so sehen wir zunächst aus obiger Tabelle, daß vom 17. Segment an wieder ein häufigeres Auftreten von Nephridien zu verzeichnen ist als in den Segmenten vorher. Wir haben früher festgestellt, daß im Maximum der Fälle eine Zone bei *P. aquiseta* hinter dem 15. Segment auftritt. Es wird demnach das 17. Segment gewöhnlich zum 9. des Tochterzoids, in dem ja dessen vorderstes Exkretionsorgan zu liegen pflegt.

Der Zusammenhang, der somit zwischen dem in Frage stehenden Organsystem und der Lage der Zone besteht, wird aber noch deutlicher bei einer gesonderten Betrachtung jener oben erwähnten 36 Individuen, welche schon eine Zone besitzen. Bei 28 von ihnen, das sind 78% , lag das vorderste Nephridium des späteren Tochterzoids ein Segment hinter der Zone, würde also ebenfalls ins 9. Segment des Hinterzoids zu liegen kommen. Bei 3 Tieren $= 8\%$ lag dieses Nephridium zwei Segmente hinter der Zone, so daß das Tochterzoid, falls nicht noch ein neues Exkretionsorgan gebildet wird, sein vorderstes im 10. Segment erhielt. Nur bei einem Individuum lag das fragliche Nephridium sogar drei Segmente hinter der Zone. Hier mußte also auf jeden Fall vor diesem noch mindestens ein neues Nephridium gebildet werden. Zwei Tiere mit Zone besaßen überhaupt noch keine Exkretionsorgane in den Segmenten

hinter derselben. Zwei andere dagegen führten Nephridien im Zonensegment selbst. Bei dem einen mit 15/10 Segmenten könnte die Zone eingeschmolzen werden, da das Exkretionsorgan sonst ins 8. Segment des Tochterzoids käme, wo niemals eines gefunden wurde. Das andere Tier hatte $15 + \frac{6}{7} + 15$ Segmente. Hier kann die Zone bei den weit in der Ausbildung vorgeschrittenen jungen Segmenten in ihr nicht mehr zurückgebildet werden. Um zu verhindern, daß das Nephridium in das 8. Segment des Hinterzoids gelangt, müßte es eingeschmolzen werden.

Aus den vorstehenden Tatsachen ergibt sich, daß unzweifelhaft eine Beziehung zwischen dem Ort der Nephridien und dem Auftreten der Teilungszone besteht. Beeinflußt nun die Zone die Nephridien oder umgekehrt? Da wir auch in den Fällen, wo an den betr. Individuen noch nichts von einer Zone wahrnehmbar war, eine Häufung der Exkretionsorgane an den Stellen beobachten, wo sie dem häufigsten Auftreten der Zone nach als vorderste der Hinterzoide liegen müssen, so könnte man sagen, daß durch ihr Vorhandensein an diesen Orten die Lage der Zone bestimmt sei. Ob die Ausbildung von Exkretionsorganen in bestimmten Segmenten nun als Anreiz zur Bildung einer Zone im vorausgehenden Segment wirkt, wissen wir nicht. Der innere physiologische Zustand der einzelnen Segmente wird ja zweifellos außer von dem Füllungs-, bzw. ernährungstätigen Zustand des betr. Darmabschnittes auch stark von der Tätigkeit eines etwaigen Exkretionsorgans beeinflußt werden. An dem Aufschwellen der abgeschnittenen Kopfsegmente oder einzelner Segmentpartien ohne Exkretionsorgane bei Gelegenheit der Regenerationsversuche sahen wir, wie wichtig das Vorhandensein eines Nephridiums schon allein für die Entfernung von im Überschuß in die Leibeshöhle hineindiffundierendem Wasser sein kann. Bei *Pristina* mündet aber in das Zonensegment das Nephroston des späteren vordersten Nephridiums des Tochterzoids. Läßt sich ein solcher Zusammenhang also auch nicht einfach von der Hand weisen, so würden wir die Frage nur zurückgeschoben haben von der Zonenbildung auf die der Exkretionsorgane; denn was veranlaßt nun die Häufung der Nephridien in diesen Segmenten?

Gerade das gehäufte Auftreten der Exkretionsorgane an den fraglichen Stellen, lange bevor eine Zone gebildet wird, gibt uns beinahe die Gewißheit, daß der Ort, wo die Zone entstehen wird, lange im Voraus schon durch eine innere Gesetzmäßigkeit bestimmt ist. Wir sehen aber auch, wie plastisch der ganze Organismus noch ist. Angelegte Zonen können schwinden, um an anderen Orten aufzutreten. Ebenso können nicht nur in jedem beliebigen Segment, vom 9. ab, Exkretionsorgane neu ausgebildet, sondern auch bereits fertige und tätige Nephridien wieder abgebaut werden. Eine Plastizität, die wir

auch in der scheinbar so leicht vollziehbaren Umbildung eines beliebigen Darmabschnittes in einen Magen beobachten konnten. Die Bildung eines neuen Magens für das Hinterzoid ist ja aber eine der ersten Folgen der Entwicklung einer Zone. Zu alledem kommt nun noch die Einwirkung äußerer Faktoren, die bis zu einem gewissen Grade wenigstens in der nachher wirklich zustande gekommenen Bildung sich von ausschlaggebender Bedeutung erweisen kann.

Der Ort, wo bei Pristina die Zone auftritt, ist äußerst labil. Er wird in der Hauptsache von inneren Faktoren bedingt, von äußeren aber kann er, soweit das die innere Gesetzmäßigkeit zuläßt, endgültig festgelegt werden.

Zusammenfassung.

Bei *Pristina aquiseta* Bourne finden sich in den ventralen Bündeln des 4. und 5. Segments meist *vergrößerte Borsten*, die im 5. Segment »Riesenborsten« sein können. In den jungen, bei der ungeschlechtlichen Vermehrung in den Teilungszonen angelegten Segmenten fehlen sie zunächst. Sie treten nie vor der Ablösung vom Mutterzoid und nicht vor Erreichung eines bestimmten Lebensalters auf. Die mittleren Größen dieser Borsten sind Übergänge von den kleinen, denen der übrigen Segmente gleichenden zu den Riesenborsten. Man findet das ganze Jahr hindurch Individuen mit vergrößerten Borsten in den fraglichen Segmenten, während andere Exemplare zur gleichen Zeit keine solchen besitzen. Die Temperatur hat keinen Einfluß auf das Erscheinen derselben. Die Erreichung einer gewissen Körpergröße allein bedingt ebenfalls nicht den Besitz vergrößerter Borsten. Hinsichtlich einer etwaigen Beziehung zwischen dem Auftreten solcher Borsten und der ungeschlechtlichen Vermehrung ist zu konstatieren: Nicht alle Individuen mit Teilungszone haben vergrößerte Borsten. Nicht alle Individuen mit vergrößerten Borsten haben eine Teilungszone. Gleichwohl scheinen beide Erscheinungen zu einem großen Teile von denselben Faktoren abzuhängen, die von der Erreichung eines bestimmten Lebensalters an in Wirksamkeit treten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich bei diesen vergrößerten Borsten um Genitalborsten handelt, deren Auftreten ein erstes äußeres Anzeichen dafür wäre, daß das betr. Individuum im Begriffe steht, zur geschlechtlichen Vermehrung überzugehen, zu der es aber bei vorliegenden Versuchen wohl infolge Mangels der dazu nötigen günstigen Bedingungen niemals kam. Da diese Borsten 2 bis 3 Segmente weiter vorn auftreten, als sie in Analogie mit den Genitalborsten anderer Naididen liegen müßten, so ist es auch denkbar, daß sie ihre ursprüngliche Funktion gewechselt haben. Ihr Auftreten bald im 5., bald im 4. Segment würde andeuten, daß dieser Prozeß noch im Werden ist.

Die Teilungszone von *Pristina* liegt in einem Segment, nicht zwischen zwei solchen. Ihre Lage im Verhältnis zum ganzen Wurm wird zwar von äußeren Faktoren, Ernährungsverhältnissen, Temperatur mitbestimmt, unterliegt aber vor allem einer inneren Gesetzmäßigkeit und dem Wirken innerer Faktoren. Eine zum ersten Male bei einem Individuum auftretende Zone liegt nie weiter vorn als hinter dem 14. Segment desselben. Es müssen also vor derselben mindestens 7 ursprüngliche Segmente des Stamtieres liegen. Das Alter, die Größe und Länge eines Tieres bedingen nicht das Vorhandensein einer Zone und sind ohne Einfluß auf deren Lage. Eine *Pristina* muß zwar eine gewisse Anzahl von Segmenten besitzen, um eine Zone bilden zu können, aber der Besitz auch einer weit größeren Anzahl von Segmenten hat nicht notwendig die Bildung einer Teilungszone zur Folge. Dagegen ist die Lage der Zone des Stamtieres von Einfluß auf die des Tochterzoids. Es gilt da die Regel: Die Summe der Zahlen der Segmente, hinter denen die Zonen liegen, ist meist 30 und mehr, bei *P. longiseta* nie weniger als 28, bei *P. aquiseta* nie weniger als 27.

Es ließen sich die Formeln aufstellen:

P. longiseta

$$\begin{aligned} n + n_1 &\geq 28 \\ n_1 &= 14 \text{ bis } 19 \end{aligned}$$

P. aquiseta

$$\begin{aligned} n + n_1 &\geq 27 \\ n_1 &= 14 \text{ bis } 17. \end{aligned}$$

Die Zone eines Hinterzoids tritt nie weiter vorn auf als hinter dem ursprünglich 21. Segment des Stamtieres von *P. longiseta* und dem 20. Segment von *P. aquiseta*. Die Zahl der alten Segmente zwischen Haupt- und Tochterzone schwankt bei *P. longiseta* zwischen 7 und 12, bei *P. aquiseta* zwischen 7 und 10. Es können bei *P. longiseta* gleichzeitig bis zu 6 Zonen vorhanden sein, von denen außer der Hauptzone 3 im Vorder- und 2 im Hinterzoid liegen. Bei den aufeinander folgenden Teilungen rückt die Zone um je ein Segment nach vorn, nie um mehr. Dann wird sie weiter rückwärts angelegt. Das bei dem Vorrücken beobachtete Mindestmaß der Bourneschen Zahl n war 12, doch kamen einige Exemplare mit dem Wert 11 für n vor. Es kann der Wert für n aber auch schon vor der Erreichung des Mindestmaßes wieder vergrößert werden. Die neue Zone kann auch hinter dem gleichen Segment wie die vorige angelegt werden. Stets springt die Zone nach rückwärts, wenn beim Vorrücken das Mindestmaß von $n + n_1 = 28$ erreicht wurde, oftmals aber schon vorher. In den meisten Fällen springt die Zone zurück um 3 Segmente, wenn die Differenz $n - n_1 = 3-5$, um 2 Segmente, wenn $n - n_1 = 2-3$, um 1 Segment, wenn $n - n_1 = 1-2$ erreicht ist.

Eine bereits angelegte Zone kann resorbiert werden, falls die Entwicklung der in ihr entstehenden Segmente noch nicht zu weit vor-

geschritten ist. Sie kann an der gleichen oder an einer anderen Stelle von neuem auftreten. Ungünstige Bedingungen sind gewöhnlich die Ursache für die Resorption der Zone. Der Teilungsmodus von *Pristina* bedingt, daß zwischen den einzelnen Segmenten eines Individuums Unterschiede im Alter vorhanden sein können, indem neben in den Zonen neugebildeten Segmenten alte des Stamtieres liegen. Nach der Kombination alter und neuer Segmente ergeben sich 5 Typen von Individuen, die aber von keiner Bedeutung für die Lage der Zone sind.

Die gelegentlich beobachteten Individuen von *Pristina* mit dem Magen im 7. statt im 8. Segment verdanken ihre Anomalie wohl Verletzungen oder sonstigen Störungen. Sie konnten künstlich erzeugt werden, treten dagegen in keinem Falle bei der normalen Entwicklung auf. Für die Zonenlage ist diese Verlagerung des Magens ohne Einfluß. Jeder beliebige Abschnitt des Darmes kann zu einem Magen umgebildet werden. Die Regenerationskraft nimmt zu in der Gegend, wo die Zonen aufzutreten pflegen.

Exkretionsorgane finden sich fast nur unpaar in wenigen Segmenten. Das vorderste Nephridium liegt mit seltenen Ausnahmen im 9. Segment. In den folgenden Segmenten verringert sich die Häufigkeit der Exkretionsorgane, um (bei *P. aquiseta*) vom 17. Segment an wieder zuzunehmen. Da die Zone im Maximum der Fälle hinter dem 15. Segment auftritt, gelangen diese Nephridien ins 9. Segment der Tochterzoide. Bei 78% der Individuen mit Zone lag das vorderste Nephridium des Hinterzooids 1 Segment hinter der Zone, würde also ebenfalls ins 9. Segment desselben zu liegen kommen. Es besteht also eine Beziehung zwischen dem Ort der Nephridien und dem Auftreten der Teilungszone. Es können aber am unrichtigen Ort vorhandene Nephridien resorbiert und erforderlichenfalls neue in jedem beliebigen Segment noch nachträglich ausgebildet werden.

Alle diese inneren Gesetzmäßigkeiten und Faktoren regeln das Auftreten der Teilungszone. Die äußeren Faktoren können deren Lage innerhalb der von jenen gelassenen Grenzen endgültig festlegen.

Literaturverzeichnis.

Die meisten der in dieser Arbeit angeführten Autoren sind mit den Titeln ihrer Werke in dem sehr ausführlichen Literaturverzeichnis der unten genannten Arbeit von Schuster (1915) aufgezählt. Der Raumersparnis wegen wird deshalb auf jenes Verzeichnis verwiesen. Hier sind nur die dort nicht enthaltenen Arbeiten aufgenommen.

Galloway, T. W., Observations on non-sexual reproduction in *Dero vaga*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. 1899. Vol. 35. — Johannsen, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena 1913. — Lipps, W., Experimentelle

Untersuchungen über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria lacustris*. Biol. Zentralbl. 1920. Bd. 40. — *Maupas, E.*, Sur la multiplication agame de quelques Métazoaires. Comptes Rend. Acad. Sc. Paris. 1889. T. 107. — *Michaelsen, W.*, Die Oligochäten Columbias. Mém. Soc. Neuchâtélaise Sc. Natur. 1913. T. 5. — *Schuster, R. W.*, Morphologische und biologische Studien an Naiden in Sachsen und Böhmen. Internat. Rev. ges. Hydrobiologie. 1915. Biol. Suppl. zu Bd. 7. — *Stephenson, J.*, Descriptions of two freshwater Oligochaete Worms from the Punjab. Rec. Ind. Mus. Calcutta. 1907. T. 1. — *Stolc, A.*, Versuche betreffend die Frage, ob sich auf ungeschlechtlichem Wege die durch mechanischen Eingriff oder des Milieus erworbenen Eigenschaften vererben. Arch. Entw.-Mech. 1903. Bd. 15. — *Stolc, H. A.*, Über experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden. Verh. D. Zool. Ges. 1921. — Ders., Experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden. Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. 1922. Bd. 39. — Ders., Untersuchungen über experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden. Biol. Zentralbl. 1921. Bd. 41.

Entwicklungsmechanische Studien¹⁾.

II. Teil. Die Coeloblastula.

Von

Professor Dr. Ermanno Giglio-Tos,

Direktor der Biologischen Station der Universität Cagliari.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. Dezember 1922.)

Inhaltsübersicht.

| | Seite |
|--|-------|
| Einleitung | 446 |
| Der Radiärfurchungstypus | 447 |
| Die äquale einschichtige Coeloblastula | 447 |
| Die Spannung der Wand der Blastula | 447 |
| Der Ursprung des Blastocoels. — Die Volumenzunahme und die sphärische Form des Blastomeraggregats. | 454 |
| Die radiale Richtung der Teilungsebenen. | 460 |
| Die adäquale und inäquale einschichtige Coeloblastula. | 461 |
| Der Spiralfurchungstypus. | 467 |
| Der Asynchronismus der Teilung und die Polarfurche. | 467 |
| Der Asynchronismus in der Oktaeder-, Tetraeder- und Intermediärstellung | 480 |
| Läotropismus und Dexiotropismus | 489 |
| Literatur | 495 |

Einleitung.

Wenn wir die Untersuchung der Erscheinungen — die die Furchung der Seeigel charakterisieren — fortsetzen, stoßen wir auf folgende Probleme:

1. die Bildung und das Wachstum einer Keimhöhle oder eines Blastocoels;
2. die Volumenzunahme und die sphärische Form des Zellaggregats;
3. die radiale Richtung der Furchungsebenen, durch welche dann die Wand der Blastula aus einer einzigen Schicht von Blastomeren geformt wird;
4. die Bildung der Mikromeren.

Da die letzten Erscheinungen in direktem Verhältnis mit der inäqualen Furchung stehen, werden wir sie später besprechen.

Um diese Probleme zu lösen, müssen wir auf unsere *Grundprinzipien* zurückgreifen, welche die folgenden sind:

1. Die Zelle verlängert sich während der Teilung in der Richtung der Spindelachse.
2. Die Zelle bewahrt während der Teilung ihre Adhäsion mit den benachbarten Zellen.

¹⁾ Verdeutschte von cand. med. Z. Leitner, Halle a. S.

3. Die Zelle ist während ihrer Teilung bestrebt, die sphärische Form anzunehmen.
4. Die Volumina der Zellen verhalten sich wie die Kuben ihrer Radien.
5. Die Blastomeren berühren sich im Augenblick der Beendigung der Zellteilung nicht nur miteinander, sondern adhärieren auch mit den umgebenden Zellen.
6. Die Adhäsion kommt in einer Berührungsebene zustande, die durch den Berührungspunkt der Blastomeren geht.

Wir müssen noch an einige Faktoren erinnern, die auf die Richtung der Spindel einen Einfluß ausüben, und zwar:

1. die Adhäsion,
2. den Synchronismus und Asynchronismus der Teilung,
3. die äquale und inäquale Teilung.

Dies sind die Faktoren, die wir in Betracht ziehen müssen, wenn wir die Erscheinungen, die uns jetzt interessieren, kausal analysieren wollen. Wir werden später noch sehen, daß auch andere wichtige Faktoren dazu kommen können, die die mechanischen Bedingungen der Blastomeren modifizieren. Sie werden zur Erklärung der Erscheinungen dienen, welche die Entwicklung der Eier verschiedener Tiere charakterisieren.

Der Radiärfurchungstypus.

Die äquale einschichtige Coeloblastula.

Die Spannung der Wand der Blastula.

Wir kehren zum Ursprung der beiden ersten Blastomeren zurück. Zwei Erscheinungen müssen wir hier beachten:

1. die Teilung des Eies in zwei sphärische Blastomeren, die das halbe Volumen des Eies besitzen und sich anfangs wie Tangenten zueinander verhalten;
2. die Adhäsion der Blastomeren, welche zustande kommt, sobald die Teilung beendet ist.

Nehmen wir an, daß die Befruchtungsmembran nicht vorhanden wäre, so daß also die Blastomeren die sphärische Form annehmen. Im Augenblick, in welchem die Teilung beendet ist, berühren die beiden gleich großen ersten Blastomeren sich in dem Punkte, der dem Zentrum des Eies entspricht. In dem Falle werden die Mittelpunkte der beiden Blastomeren in einer Entfernung vom Eizentrum sein, die $\frac{1}{5}$ des Eiradius entspricht.

In diesem Stadium bewahren die beiden Blastomeren, wenn keine andere Kraft einwirkt, ihre ursprüngliche tangential Lage. Das tritt immer dann ein, wenn man die Versuche nach der *Herbstschen* Methode mit Ca-freiem Meerwasser durchführt. So ist es bewiesen, daß

die Blastomeren die Tendenz haben, ihre sphärische Form zu bewahren. Es gibt also eine Kraft, die Kohäsion, welche die sphärische Form der Blastomeren zu erhalten trachtet.

Wenn diese Kraft einzig und allein wirken würde, wären die Mittelpunkte der Blastomeren immer in der Entfernung von $\frac{1}{3}$ des Eiradius vom Eizentrum, ihre Form wäre immer sphärisch, die Berührungsfläche Null, weil sie nur vom Berührungspunkt dargestellt wäre.

Gegen diese Kraft aber wirkt eine andere, die Adhäsion, welche die Blastomerenzentren dem Eimittelpunkt zu nähern, die Form der Blastomeren zu verändern, ihre Berührungsfläche zu vergrößern strebt.

Ich halte es für überflüssig, Beweise anzuführen, daß diese beiden Kräfte nicht nur den Blastomeren, sondern allen, auch den nicht lebenden Körpern eigen sind.

Die Kohäsion bildet den Wassertropfen, der ohne Kohäsion sich nicht bilden könnte. Die Oberflächenspannung ist nichts anderes als das Resultat der Kohäsion.

Die Adhäsion hingegen ist eine Kraft, die es dem Tropfen ermöglicht, einen Gegenstand zu benetzen, dem er adhärirt. Sie wirkt also im Gegensatz zur Kohäsion und schränkt ihre Wirkung mehr oder weniger ein.

Im Quecksilbertropfen, der das Glas nicht benetzt, wirkt nur die Kohäsion, die Adhäsion ist gleich 0, und der Tropfen bewahrt seine sphärische Form, abgesehen von der Deformation, die durch das Eigengewicht bewirkt wird.

Die Größe der Adhäsionsfläche bezeichnet also das Gleichgewicht der beiden Kräfte.

Da diese beiden Kräfte nicht ausschließlich den lebenden Körpern eigen sind, ist es nicht nötig, daß Biologen ihren Ursprung erörtern. Für uns ist es genug, ihre Anwesenheit zu konstatieren und die Wirkungen, die durch die Gegensätze beider Kräfte hervorgerufen werden, zu beobachten. Man muß aber beachten, daß diese beiden Kräfte immer *kontinuierlich* und *immanent* sind, weil ihre Ursachen selbst, die in der Natur der Körper begründet sind, kontinuierlich und immanent sind.

So sehen wir, daß, wenn zwei Blastomeren stark aneinander adhäririeren, sie den Eindruck hervorrufen, als ob sie einander zusammen drückten. Andererseits aber ist in ihnen auch die Tendenz vorhanden, ihre sphärische Form zu bewahren, und zwar in dem Maße, daß, wenn wir künstlich (mit Ca-freiem Meerwasser) das Zustandekommen der Adhäsion hemmen, die Kohäsion ihre Wirkung frei ausüben kann und die Blastomeren die sphärische Form wieder annehmen.

Wir sehen, daß auch in einem Aggregat von Zellen, das bloß aus zwei Blastomeren geformt ist, sich die Wirkungen zweier kontinuier-

licher und immanenter Kräfte offenbaren. Die Resultierende der Kohäsion wirkt *zentrifugal*, strebt gleichsam die Zentren voneinander zu entfernen und das System auszudehnen und verleiht ihm so die größte freie Oberfläche. Die Adhäsion hingegen wirkt *zentripetal*, nähert die Zentren der beiden Blastomeren aneinander, strebt das System zusammenzuziehen und verleiht ihm eine minimale freie Oberfläche.

Dieser Zustand hält von der Zweiblastomeren-Phase bis zu den letzten Phasen der Furchung an, weil alle Ursachen erhalten bleiben, die ihn hervorrufen¹⁾.

Es folgt daraus, daß, wenn das Aggregat aus zahlreichen Blastomeren gebildet wird, die Wand dieser so entstandenen Blastula *in jedem Augenblick einer Spannung unterworfen ist*, hervorgerufen durch die Kohäsion, die ihr die maximale äußere Oberfläche zu geben strebt. Die Adhäsion schwächt zwar die Wirkung dieser Spannung, zerstört aber die Ursache nicht, die sie hervorruft.

So könnte man die Blastula gewissermaßen mit einem Kautschukball vergleichen, dessen Wand einer dauernden Spannung unterworfen ist.

Alles dieses sind aber direkte Folgen der Teilung, die in der Bildung zweier sphärischer Zellen besteht, welche aus einer Zelle ihren Ursprung nehmen; die Teilung geht also nicht so vor sich, daß die Mutterzelle durch die Teilungsebene einfach in zwei Tochterzellen gespalten wird.

Bei der Beschreibung der Entwicklung des Eies pflegt man zu sagen, daß die Furchung mit Hilfe von Teilungsebenen vor sich geht. Dieser Ausdruck ist aber nicht ganz passend gewählt und er läßt einen, der den wirklichen Ablauf der Erscheinungen nicht in der Natur beobachtete, leicht glauben, daß die Furchungsebenen Lamellen oder Trennungsflächen seien, die den Eiinhalt in Segmente teilen, wie man mit einem Messer einen Apfel teilt.

Wenn es aber so wäre, würden wir keine Möglichkeit zur Erklärung der Erscheinungen finden, welche die Teilung des Eies und der Blastomeren begleiten. Man würde nicht verstehen, warum die Furchen entstehen müssen. Es wäre keine Ursache vorhanden, weshalb in der Mitte eine Aushöhlung zustande kommt, und auch keine Ursache, weshalb das Zellaggregat während des weiteren Verlaufes der Furchung wachsen muß. Das Zellaggregat müßte seine ursprüngliche sphärische Form bewahren, die das Ei zeigte, und nicht die Form wechseln, wie es mannigfach geschieht. Man könnte nicht verstehen, warum die Teilungsebenen radial und nicht tangential sind. Endlich wäre es unmöglich zu beweisen, daß während der Entwicklung des Eies diese Spannung in der Blastula herrschen müßte, von welcher wir oben sprachen.

¹⁾ Siehe die Anmerkung am Schlusse der Abhandlung.

In Wirklichkeit aber ist die Teilung des Eies eine ganz andere Erscheinung.

Diejenigen, die über die Teilung des Eies exakte Beobachtungen machten, werden eine genaue Vorstellung davon haben, wie diese tatsächlich vor sich geht.

Schon *Blochmann* (1) bemerkt, »bei der Furchung der *Neritina* kann man auch leicht die schon anderwärts beobachtete Tatsache konstatieren, daß nach jeder Teilung die Teilkugeln sich so abrunden, daß sie sich nur noch in einem Punkte zu berühren scheinen, und daß dann erst die bleibende gegenseitige Abplattung eintritt« (S. 155).

Roux (7) erkennt richtig, daß die Abrundung der Zellen während der Teilung die Bildung der Furchen bewirkt. »Die dritte Komponente, die Selbstgestaltung der Furchungszellen, ist nach bisheriger Auffassung vorzugsweise repräsentiert durch eine *Neigung* der Blastomeren zur *Rundung in sich*; dies Bestreben bedingt die Erhaltung der ‚Furchen‘ zwischen den Teilstücken, auch noch nach der Vollziehung der einzelnen Teilungen. Diese Rundung kann beruhen auf einer Rundungstendenz des Zelleibes, also des Zellinhaltes, oder auf elastischer Spannung der Zellrinde. Die letztere eventuelle Ursache der Rundung der Furchungszellen ist, wie es scheint, die von den Autoren zurzeit bevorzugte und wird, wie wir sehen werden, in ihrer Bedeutung überschätzt« (S. 3).

Endlich schreiben *Korschelt* und *Heider* (4), die Kenntnisse über dieses Thema zusammenfassend: »Die Blastomeren zeigen während der Teilung ein hervortretendes Abrundungsbestreben. Schon während der Kern in den Prophasen der Teilung sich befindet, kann man bemerken, daß die betreffende Zelle Kugelform annimmt. Die Teilung des Zelleibes wird in den meisten Fällen in der Weise bewirkt, daß sich an der Oberfläche der Zelle eine Ringfurche ausbildet, welche sich immer mehr und mehr vertieft, bis die beiden Tochterzellen nur mehr durch eine zarte Plasmabrücke miteinander verbunden erscheinen, die sich in manchen Fällen länger hält, aber schließlich auch durchgetrennt wird (Durchschneiden der Furche). Im Momente der Trennung erscheinen die beiden Tochterzellen meist kugelig und berühren sich nur in einem Punkte. Erst später rücken sie näher aneinander, und es kommt zur Ausbildung einer meist ebenen Berührungsfurche zwischen beiden Zellen. Es wird auf diese Weise die ursprünglich durchschneidende Ringsfurche mehr zum Verstreichen gebracht. Doch erhält sich davon meist ein Rest in der Form einer, die Berührungsfläche umgrenzenden Einsenkung« (S. 3).

Diese Biologen konnten aber das Vorhandensein und die Ursache einer Spannung in der Wand der Blastula doch nicht erkennen, obwohl sie den Ablauf der Teilung sehr gut erkannten, weil sie das Ver-

hältnis zwischen den Radien und den Volumina der Sphärchen nicht in Betracht zogen.

Es ist sicher, daß sich das Ei in zwei gleiche Blastomeren geteilt hätte, wenn sich die Volumina der Sphärchen zueinander wie ihre Radien verhielten und sich zu einem Aggregat geteilt hätten, dessen Durchmesser gleich dem Eidurchmesser wäre. So würden auch alle anderen Teilungen abgelaufen sein. Die Folge wäre, daß das Zellaggregat an äußerem Volumen nicht zugenommen, sondern sogar bei jeder Teilung abgenommen hätte, die Blastomerzentren, statt sich voneinander zu entfernen, wären bei einer jeden Teilung bestrebt, sich dem Mittelpunkt des Eies anzunähern; die Spannung würde mit dem Fortschreiten der Entwicklung statt zu-, abnehmen, ebenfalls würde die Keimhöhle statt größer, kleiner werden. Man würde also gerade zu den in der Wirklichkeit entgegengesetzten Resultaten kommen.

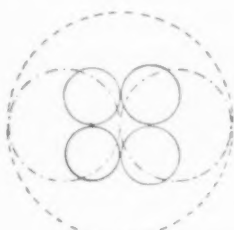


Abb. 1.

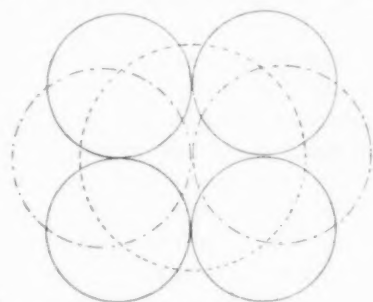


Abb. 2.

Wir wissen aber, daß das Verhältnis der Volumina beider Sphären zueinander nicht ihren Radien gleich ist, sondern den Kuben ihrer Radien. Diese einfache Tatsache ist von grundlegender Bedeutung für die Erklärung der Furchungserscheinungen.

In Abb. 1 und 2 sind zwei gleiche Eier mit einem Radius von 15,50 mm dargestellt. Abb. 1 zeigt die beiden Blastomeren mit halben und vier Blastomeren mit einem Viertel Eiradius. In Abb. 2 dagegen sind die zwei und vier Blastomeren von gleichem Radius dargestellt, und zwar ist die Größe der Radien gleich der Kubikwurzel aus $\frac{1}{2}$ bzw. $\frac{1}{4}$ von 15,50 mm, d. i. 12,40 und 9,92 mm.

Die Unterschiede der Resultate sind so augenscheinlich, daß ich eine weitere Erörterung für überflüssig halte. Es wurde jedoch von einigen für notwendig erachtet, eine Expansionskraft anzunehmen, um die Erscheinungen der Entwicklung zu erklären.

Um gewisse Erscheinungen der Blastodermbildung bei der Entwicklung der *Teleostiereier* klarzustellen, ist Ziegler (8) gezwungen, zu folgern: »Es ist ganz unzweifelhaft in dem Blastoderm eine Spannung vorhanden« (S. 185).

Diese Spannung findet in der Deckschicht, die das ganze Ei und so auch das Blastoderm einhüllt, einen Widerstand und löst sich in einen Druck auf das Blastoderm von radial auswärts nach innen auf. So könnte man die beobachteten Erscheinungen begründen. Diese Begründung wäre ausreichend. Es bleibt aber noch übrig, den Ursprung der Spannung zu erklären.

Ziegler fährt fort: »Wenn gefragt wird, wie die oben genannte Spannung entstehe, welche die Bildung der unteren Schicht und die Ausbreitung des Blastoderms bewirkt, so muß man zur Erklärung auf eine etwas frühere Zeit zurückgehen. Es zeigt sich nämlich, daß eine solche Spannung schon zu der Zeit auftritt, wenn die Furchungshöhle unter dem Blastoderm entsteht« (S. 186).

Sie tritt hingegen von der ersten Teilung an auf und, wie wir sehen werden, ist die Keimhöhle nur eine Folge der Spannung.

Indem *Ziegler* nach dem Ursprung und der Natur dieser Spannung sucht, fügt er hinzu: »Es geht aus dem Gesagten hervor, daß der in der oben genannten aktiven Schicht entstehende Druck die Kraft ist, welche sowohl die Abflachung der Blastoderms und auch die Bildung der unteren Schicht bewirkt. Dies kann aber nur dann geschehen, wenn diese Kraft fortwährend besteht, sozusagen ständig von neuem erzeugt wird. *His* (1878) hat dargelegt, daß die in der aktiven Schicht erfolgenden Zellteilungen zur Erklärung dieser Tatsachen nicht ausreichen; er glaubt daher, daß die Zellen, das Bestreben haben, in größtmöglicher Ausdehnung der oberen Fläche sich zuzuwenden: wo die Schicht dick ist, da drängen sich tieferliegende Zellen infolge dieses Bestrebens zwischen die oberflächlichen ein und treiben sie auseinander; wo aber die Schicht dünner ist, da breiten sich die Zellen derart aus, daß sie eine größtmögliche freie Oberfläche gewinnen. Diese Erklärung ist um so einleuchtender, da die der Oberfläche genäherten Zellen, offenbar im Vergleich zu den tiefer liegenden hinsichtlich der Aufnahme von Sauerstoff und der Abgabe von Stoffwechselprodukten, im Vorteil sind« (S. 186).

Er gibt also zu, daß diese Kraft fortwährend, sozusagen ständig, von neuem erzeugt sein muß. Die Spannung ist genau dieselbe, die — wie wir sahen — kontinuierlich und immanent ist, weil ihre Ursache, die Kohäsion, kontinuierlich und immanent ist. *Ziegler* kommt also der Wirklichkeit sehr nahe, er betont jedoch, daß die Erklärung von *His* einleuchtender ist und bejaht stillschweigend, »daß die in der aktiven Schicht erfolgenden Zellteilungen zur Erklärung dieser Tatsache nicht ausreichen«.

Es folgt daraus, daß sowohl *Ziegler* und *His*, wie auch alle anderen Embryologen, das Verhältnis der Volumina zu den Radien der Sphären außer Betracht ließen. Wir sahen, daß die Spannung tatsächlich durch die Zellteilungen entsteht und nicht so, wie es *His* glaubte.

Daß dem so ist, beweisen auch die als Bemerkung angeführten Worte *Zieglers*: »Nach den von *His* angestellten Berechnungen können die Zellteilungen bei dem Vorgang der Keimblätterbildung und der ersten Entstehung der Embryonalanlagen keine große Rolle spielen. Dieselbe würde nur dann Zellverschiebungen veranlassen können, wenn die entstehenden Teilzellen auf das Volumen der Mutterzellen heranwüchsen; dies scheint aber nicht der Fall zu sein, den nach den Messungen von *His* ist nach Beendigung des Umwachsungsvorgangs das Volumen der Embryonalanlage, zusammengenommen mit der Dotterkugel umschließenden Zellhaut, nicht erheblich größer als das Volumen des Blastoderms zur Zeit des Auftretens der Furchungshöhle«.

Aus diesen Worten wird klar, daß es *Ziegler* zum Zustandekommen der Spannung für notwendig und unerläßlich hielt, daß eine jede Blastomere an Volumen zunehme, bevor sie sich teilt. Das geschieht aber bekanntlich nicht. Wenn jedoch *Ziegler* bemerkt hätte, daß auch in dem Falle, wo die sich teilende Zelle an Volumen nicht zunimmt, die Durchmesser der Tochterzellen nicht die Hälfte, sondern $\frac{1}{5}$ von der der Mutterzelle ausmachen, hätte er leicht erkennen können, warum die Spannung aus der einfachen Teilung der Blastomeren entstehen kann, ohne eine vorausgehende Zunahme ihrer Volumina annehmen zu müssen.

Wir können also folgern, daß:

1. von der ersten Teilung an und *nur als deren Folge* sich in dem Zellaggregat eine Spannung entwickelt, die die Mittelpunkte der Blastomeren vom Mittelpunkt des Eies zu entfernen strebt;
2. die Ursache dieser Spannung die Kohäsion ist, die die sphärische Form der Blastomeren zu bewahren und ihre Mittelpunkte in der größten Entfernung zu halten bestrebt ist; sie wirkt zentrifugal;
3. gegen die Kohäsion die Adhäsion wirkt, die die Blastomeren eindrücken und ihre Form modifizieren will, indem sie ihre Mittelpunkte annähert: sie wirkt also zentripetal;
4. die Kohäsion eine kontinuierliche und immanente Kraft ist, wie auch die Spannung, die durch sie hervorgerufen wird;
5. die Adhäsion die Kohäsion nicht aufhebt, sondern nur ihre Wirkung schwächt;
6. der Wert der Adhäsionsfläche den Gleichgewichtszustand zwischen Kohäsion und Adhäsion darstellt;
7. da bei einer jeden Teilung sich dieselben Erscheinungen wiederholen, die Wand der Blastula fortwährend einer Spannung unterworfen ist, die von innen nach außen gerichtet, die Blastomerenzentren von dem Mittelpunkt des Aggregats zu entfernen, das

Volumen der Blastula zu vergrößern, auch ihre äußere Oberfläche auszudehnen und den Blastomeren ihre ursprüngliche sphärische Form zurückzugeben strebt ¹⁾).

Der Ursprung des Blastocoels. — Die Volumenzunahme und die sphärische Form des Blastomeraggregats.

Auf die Zweiblastomerenphase folgt die Teilung in vier Blastomeren. Der Einfachheit halber nehmen wir einstweilen an, daß:

1. die Teilung äqual,
2. der Synchronismus der Teilung vollkommen sei.

Wir werden dann später die Wirkungen der inäqualen Teilung und des Asynchronismus der Teilung kennen lernen.

Eine der beiden Blastomeren verlängert sich also während dieser Teilung auf $\frac{8}{5}$ ihres vorherigen Durchmessers. Da aber die Teilung

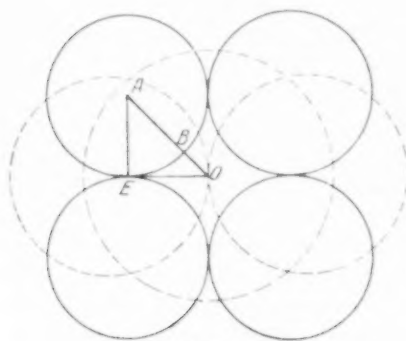


Abb. 3.

synchron und äqual ist, verlängert sich auch die andere Blastomere in demselben Maße bei ihrer Teilung. In derselben Weise gehen auch die folgenden Teilungen vor sich. Nach der Beendigung der Teilung werden deshalb die vier (zwei Schwestern- und zwei Basen-) Blastomeren sich so berühren, daß die Berührungsebenen sich rechtwinklig im Eimittelpunkt kreuzen. Die Zentren der vier Blastomeren liegen in einer Ebene, je zwei berühren sich und nehmen den von

den Berührungsebenen begrenzten Raum ein. Diese Anordnung nennen wir *Oktaeder*.

Die direkte Ursache der Oktaederstellung der Blastomeren ist also der Synchronismus der Teilung.

Bei dieser Anordnung bleibt notwendigerweise zwischen den Berührungspunkten ein freier Raum. Dieser ist der erste Anfang der Keimhöhle oder des Blastocoels.

Wenn es uns gelingt, die Entfernung der Mittelpunkte vom Eimittelpunkt und die Breite des Blastocoels festzustellen, können wir beweisen, daß mit dem Fortschreiten der Teilung die Entfernung und so auch das Volumen des Aggregats zunehmen; in demselben Verhältnis wächst aber auch das Blastocoel.

In Abb. 3 ist die Oktaederstellung dargestellt. Verbinden wir das Zentrum A der Blastomere mit dem Eimittelpunkt O und den Punkt O

¹⁾ Siehe die Anmerkung am Schlusse der Abhandlung

mit dem Berührungspunkt beider Blastomeren E , so erhält man das in E rechtwinklige Dreieck AOE , dann ist $AO = \frac{AE}{\sin AOE}$.

Winkel AOE beträgt 45° , die Gerade AE ist der Radius der Blastomere, dessen Länge $\frac{1}{5}$ des Radius der beiden ersten Blastomeren ist, d. h. $0,80 R$ (Eiradius), folglich $AE = 0,80 \times 0,80 = 0,64 R$, $\sin 45^\circ = 0,70711$.

Wenn wir diese Werte in die Formel einsetzen, so ist:

$$AO = \frac{0,64 R}{0,70711} = 0,90 R.$$

Drücken wir diese Formel allgemeiner aus.

AO ist die Entfernung der Blastomermittelpunkte vom Eimittelpunkt. Wir bezeichnen sie mit D .

Den Radius AE der Blastomeren benennen wir mit r .

AOE ist der Winkel, der von den beiden, das Eizentrum mit den Endpunkten eines Radius verbindenden Geraden gebildet wird. Er ist halb so groß wie der Winkel, der von den Geraden gebildet wird, die das Eizentrum mit den beiden Endpunkten des Durchmessers verbinden. Wir bezeichnen ihn mit a . Folglich ist auch $D = \frac{r}{\sin a}$.

Wir sehen, daß bei äqualer Teilung in den verschiedenen Phasen der Wert für r immer $\frac{1}{5}$ des Blastomerradius der vorangehenden Phase gleich ist.

Der Winkel a ist nach der Bildung der 2. und 3. Teilung $= 45^\circ$. Nach der 4. und 5. Teilung in meridionalen, und nach der 6. und 7. in zum Äquator parallelen Ebenen des 32-Blastomerstadiums ist der Wert des Winkels die Hälfte, d. h. $22^\circ 30'$; nach der 8. bis 15., der 128-Blastomerphase entsprechend, wird der Wert des Winkels wieder die Hälfte, also $11^\circ 15'$ betragen.

So können wir die folgende Tabelle aufstellen:

| | | | |
|--------------------|--------------|--------------------|---|
| 2-Blastomerstadium | $r = 0,80 R$ | | $D = 0,80 R$ |
| 4. " | $r = 0,64 "$ | $a = 45^\circ$ | $D = \frac{0,64 R}{\sin 45} = 0,90 R$ |
| 8. " | $r = 0,51 "$ | $a = 45^\circ$ | $D = \frac{0,51 R}{\sin 45} = 0,72 R$ |
| 16. " | $r = 0,41 "$ | $a = 22^\circ 30'$ | $D = \frac{0,41 R}{\sin 22^\circ 30'} = 1,07 R$ |
| 32. " | $r = 0,32 "$ | $a = 22^\circ 30'$ | $D = \frac{0,32 R}{\sin 22^\circ 30'} = 0,83 "$ |
| 64. " | $r = 0,26 "$ | $a = 11^\circ 15'$ | $D = \frac{0,26 R}{\sin 11^\circ 15'} = 1,33 "$ |
| 128. " | $r = 0,20 "$ | $a = 11^\circ 15'$ | $D = \frac{0,20 R}{\sin 11^\circ 15'} = 1,02 "$ |

Aus diesen Zahlen ergibt sich, daß:

1. die Entfernung der Blastomerenzentren vom Eimittelpunkt bei einer jeden Verdoppelung der Blastomerenzahl abwechselnd ab- und zunimmt,
2. diese Entfernung nimmt jedoch mit dem Fortschreiten der Teilung zu, obwohl die Zunahme nicht stufenweise vor sich geht, sondern als eine alternierende Schwingung abläuft.

Sie steigt von 0,80 auf 0,90, fällt dann herab auf 0,72, steigt an auf 1,07 (größer als 0,90), sinkt bis 0,83 ab (größer als 0,72), geht dann auf 1,32 (größer als 1,07) und fällt wieder bis 1,02 (größer als 0,83) ab.

Eine jede Zunahme der Entfernung ist mit einer Art Dilatation, eine jede Abnahme mit einer Kontraktion des Aggregats verbunden. So wechseln die Dilatationen und Kontraktionen ähnlich einer Pulsation ab.

Aus dem Vergleich der Werte miteinander folgt, daß die Differenzen zwischen der ersten Dilatation (4-Blastomerphase) und der vorangehenden $0,90 - 0,80 = 0,10$ ist; zwischen der zweiten (16-Blastomerphase) und der vorangehenden $1,07 - 0,72 = 0,35$; zwischen der dritten (64-Blastomerphase) und der vorangehenden $1,33 - 0,83 = 0,50$ ist. Daraus sieht man, daß mit dem Fortschreiten der Furchung sich die Differenz zwischen Ab- und Zunahme der Entfernung vergrößert.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Dilatationen sind: zwischen zweiter und erster $1,07 - 0,90 = 0,17$; zwischen dritter und zweiter $1,33 - 1,07 = 0,26$. Zwischen den Kontraktionen sind sie entsprechend $0,83 - 0,72 = 0,11$ und $1,02 - 0,83 = 0,19$.

Man könnte es vergleichen mit jemandem, der einen Sprung vorwärts und einen zurück macht, und zwar so, daß die Sprünge nach vorn und zurück allmählich länger werden, die nach vorwärts jedoch stets länger als die nach rückwärts sind.

Betrachten wir jetzt die Volumenzunahme des Aggregats. Wir nahmen an, daß die Furchung äqual ist und werden noch beweisen, daß das Aggregat ständig seine sphärische Form oder eine Form, die von einer Sphäre zu umschreiben ist, bewahrt. Sein Volumen ist folglich vom Radius der umschriebenen Kugel abhängig.

Man sieht in Abb. 3, daß der Radius des Aggregats von 4-Blastomeren gleich ist: $AO +$ dem Radius der Blastomeren mit dem Mittelpunkt A . Die Werte beider Strecken sind bekannt. Wenn wir also zur Entfernung vom Eimittelpunkt die Größe des Radius der Blastomeren addieren, erhalten wir den Radius des ganzen Aggregats. Wenn wir ihn mit R' bezeichnen, wird $R' = R + r$.

So können wir die folgende Tabelle aufstellen:

| | | | |
|----------------------|--------------|--------------|-----------------------------|
| 4-Blastomerenstadium | $r = 0,64 R$ | $D = 0,90 R$ | $R' = 0,90 + 0,64 = 1,54 R$ |
| 8- | $r = 0,51$ | $D = 0,72$ | $R' = 0,72 + 0,51 = 1,23$ |
| 16- | $r = 0,41$ | $D = 1,07$ | $R' = 1,07 + 0,41 = 1,48$ |
| 32- | $r = 0,32$ | $D = 0,83$ | $R' = 0,83 + 0,32 = 1,15$ |
| 64- | $r = 0,26$ | $D = 1,33$ | $R' = 1,33 + 0,26 = 1,59$ |
| 128- | $r = 0,20$ | $D = 1,02$ | $R' = 1,02 + 0,20 = 1,22$ |

Hier haben wir auch eine der vorangehenden analoge Erscheinung, jedoch mit einem Unterschied. Die Entfernung D ist in dem 4-Stadium 0,90, in dem 16-Stadium 1,07, also größer; der Radius R' wird vom 4-Stadium bis zum 64-Stadium immer kleiner. So ist das Volumen des Aggregats bis zum 64-Stadium mit seinen positiven und negativen Schwingungen immer unter dem Werte des 4-Stadiums.

Man sieht also, daß auch das Volumen des Blastomeraggregats in einer jeden Phase Schwingungen unterworfen ist, aber doch im ganzen zunimmt.

Ob diese theoretisch abgeleiteten Schwingungen auch in der Wirklichkeit vorkommen, kann vielleicht durch entsprechende Beobachtungen festgestellt werden, daß aber das Resultat (die Volumenzunahme) richtig ist, kann nicht bezweifelt werden. Wenn man die Entwicklung der Seeigelleier beobachtet, so ist es leicht feststellbar, daß mit dem Fortschreiten der Furchung die Peripherie der Blastula sich immer mehr der Befruchtungsmembran nähert, bis sie sie fast berührt, die Peripherie des ursprünglichen Eies dagegen liegt von ihr weit entfernt.

Übrigens wurde die Volumenzunahme auch von einigen Biologen festgestellt, ihre wirkliche Ursache aber nicht erkannt. *Keller* (3) schreibt sie einem von außen stammenden Material zu: »In der Umgebung der Eikapsel treffe ich stets eine größere Zahl körnchenreicher Mesodermzellen, welche beim Herausschälen der Kapsel an der Wand haften bleiben. Da während der Furchung eine bedeutende Volumenzunahme des Inhaltes stattfindet, haben die Zellen wohl eine nutritive Bedeutung« (S. 331).

Wir sahen, daß die Volumenzunahme auch ohne solche nutritiven Zellen erfolgt, sie ist von einem äußeren Material unabhängig und nur eine Folge der Teilung.

Mit diesen Erscheinungen ist die Vergrößerung des Blastocoels eng verbunden.

Es erscheint zuerst im 4-Blastomerenstadium und ist der Raum zwischen den Berührungspunkten. Seine Breite ist, wie aus Abb. 3 ersichtlich, durch die Strecke $AO - AB = OB$ dargestellt. AO ist aber gleich D , AB ist der Radius r , beide sind bekannte Größen. Das Segment OB liegt zwischen der inneren Wand der Blastomeren und dem Eimittelpunkt, bezeichnen wir es mit D' , so ist $D' = D - r$.

Für die oben betrachteten verschiedenen Phasen erhalten wir folgende Werte.

| 4-Blastomerstadium | $D = 0,90$ | $R = 0,64$ | $D' = 0,90 - 0,64 = 0,26$ |
|--------------------|------------|------------|---------------------------|
| 8- " | $D = 0,72$ | $r = 0,51$ | $D' = 0,72 - 0,51 = 0,21$ |
| 16- " | $D = 1,07$ | $r = 0,41$ | $D' = 1,07 - 0,41 = 0,66$ |
| 32- " | $D = 0,83$ | $r = 0,32$ | $D' = 0,83 - 0,32 = 0,51$ |
| 64- " | $D = 1,33$ | $r = 0,26$ | $D' = 1,33 - 0,26 = 1,07$ |
| 128- " | $D = 1,02$ | $r = 0,20$ | $D' = 1,02 - 0,20 = 0,82$ |

Das Blastocoel ist also auch analogen Schwingungen, Dilatationen und Kontraktionen, unterworfen. Dies erklärt sich daraus, daß die drei Erscheinungen ursächlich miteinander verbunden sind. Das Blastocoel

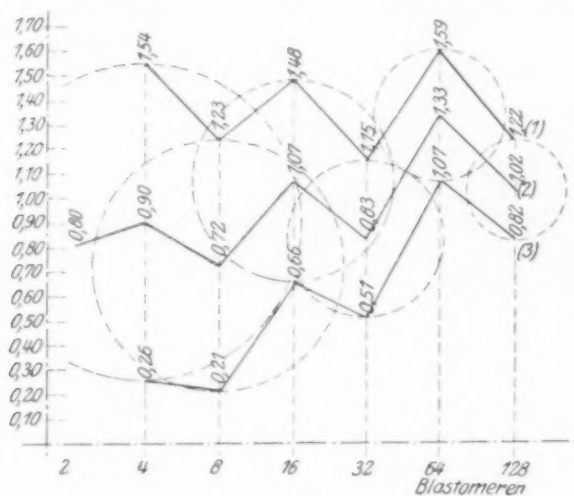


Abb. 4.

vergrößert sich mit dem Fortschreiten der Furchung; diese Volumen-zunahme ist auch leicht feststellbar. Man kann in einem Diagramm die drei Erscheinungen bzw. ihr Verhältnis zueinander, besser klar-machen. In Abb. 4 bezeichnet die Kurve 1 den Radius des Aggregats; die Kurve 2 die Entfernung der Blastomerenzentren vom Eimittelpunkt; die Kurve 3 die Entfernung zwischen Eizentrum und Blastomeren, d. h. die Breite des Blastocoels. Diese Kurven entsprechen den ver-schiedenen Phasen. Die punktierten Kreise bezeichnen die Blastomeren.

In dieser Darstellung sind die schon erwähnten Tastachen wieder-gegeben; 1. die Variationen zwischen den drei Erscheinungen, 2. die schwingende, aber progressive Zunahme des Blastocoels und der Ent-fernung zwischen Blastomeren und Eizentren, 3. die Abnahme des Aggregatsradius bis zum 64-Blastomerenstadium; 4. die Tendenz der

drei Kurven sich in einem Punkte zu schneiden, was nur dann erreicht wird, wenn die Volumina der Blastomeren gleich einem Punkte, dem Nullpunkt sind.

Da aber eine Adhäsionswirkung vorhanden ist, werden alle diese Erscheinungen abgeschwächt. Die Adhäsion deformiert die Blastomeren, drückt sie radial zusammen und vergrößert so ihre Ausdehnung nach innen und außen. Der Durchmesser des Aggregats wird vergrößert, die Keimhöhle dagegen verkleinert.

Die Ursachen der sphärischen Form des Aggregats sind: die äquale Teilung und der Synchronismus der Teilung. Wenn sich die Zellen gleichmäßig und gleichzeitig teilen, liegen ihre Zentren immer auf der Peripherie eines Kreises, dessen Mittelpunkt der Eimittelpunkt ist.

Korschelt und Heider (4) schreiben über die Form der adäqualen Coeloblastula, die ungefähr der unsrigen entspricht: »was die Gestalt der adäqualen Coeloblastula anbelangt, so ist sie bei jenen Formen, deren Blastula sich innerhalb der Eihüllen entwickelt (und das ist der häufigere Fall), gewöhnlich kugelig« (S. 200). Diese Worte könnten die Vermutung wachrufen, daß die Eihülle die sphärische Form bedingt, sie ist aber ganz und gar unabhängig davon.

Die Entwicklung der Eier der Echiniden beweist übrigens, daß die Form gänzlich unabhängig von der sie umgebenden Befruchtungsmembran ist. Wenn die Membran die Ursache der sphärischen Form der Blastula wäre, müßte ihre Peripherie mit der Membran in Berührung stehen. Es ist hingegen leicht, festzustellen, daß das nicht der Fall ist, sondern sich zwischen Membran und Wand der Blastula immer ein Zwischenraum befindet, der zwar mit der Volumzunahme der Blastula kleiner wird, aber nie gänzlich verschwindet.

Wir können also schließen, daß

1. wenn die Teilung synchron und äqual ist, die ersten 4 Blastomeren die Oktaëderform annehmen;
2. von dem 4-Blastomerenstadium an sich in ihrer Mitte ein Raum bildet, der zum Blastocoel wird;
3. der Ursprung und die Größe des Blastocoels die Folgen der Oktaëderstellung sind;
4. mit dem Fortschreiten der Furchung sich die Blastomerzentren immer mehr vom Eizentrum entfernen;
5. gleichzeitig mit der Volumzunahme des Zellaggregats auch die Breite des Blastocoels wächst;
6. diese drei Erscheinungen nicht kontinuierlich ablaufen, sondern oszillatorisch;
7. die einzige Ursache dieser Erscheinungen ausschließlich die Teilung der Blastomeren und das Verhältnis der Volumina und Radien der Sphären zueinander ist;

8. die Ursachen der sphärischen Form des Zellaggregats die beiden Faktoren sind: der Synchronismus der Furchung und die äquale Teilung, sie also ganz unabhängig ist von der Hülle, in welcher das Ei eingeschlossen ist.

Die radiale Richtung der Teilungsebenen.

Wir sahen im ersten Teil dieser Arbeit, daß die dritten Teilungsspindeln zur Adhäsionsfläche der 4 Blastomeren parallel und damit die dritten Teilungsebenen horizontal sind. Es folgt das 8-Blastomerstadium.

Die Form dieser Blastomeren ist eine dreiseitige Pyramide mit der Spitze im Eimittelpunkt und mit einem gleichseitigen sphärischen Dreieck als Basis, deren Größe $\frac{1}{8}$ der gesamten Oberfläche des Aggregats entspricht. Die Seiten werden $\frac{1}{4}$ Umkreis des Eies betragen und die 3 Kanten der Pyramide dem Eiradius gleich und deshalb kleiner sein. Die Spindeln dieser Blastomeren liegen also parallel zu den Seiten der Pyramidenbasis, d. h. tangential.

Von den drei Seiten sind zwei vertikal und eine horizontal, ihre Länge ist gleich. Die Spindel wird sich unter der Wirkung der Schwerkraft parallel zur Horizontalen lagern, folglich wird die Teilungsebene senkrecht auf der horizontalen Fläche stehen und wird den von den ersten beiden Ebenen gebildeten rechten Winkel halbieren.

So entstehen 16 Blastomeren, 8 in der oberen, 8 in der unteren Hemisphäre.

Bei den Seeigelleiern folgen die Erscheinungen in Wirklichkeit nicht so regelmäßig, weil in dieser Phase die Bildung der Mikromeren stattfindet (inäquale Teilung). Da wir aber jetzt nur die äquale Teilung betrachten, lassen wir diesen speziellen Fall unbeachtet und nehmen an, daß alle Blastomeren gleich seien.

Die Form dieser Blastomeren erinnert an eine halbe Orangenscheibe und ist auch einer dreiseitigen Pyramide ähnlich, deren Spitze gegen den Eimittelpunkt hin liegt, zu dieser Spitze mit konvergenten Kanten, die aber kürzer sind, als der Eiradius. Die Basis wird von einem sphärischen Dreieck gebildet, dessen beide vertikalen Seiten eine Länge von $\frac{1}{4}$ des Aggregatsumkreises haben und dessen dritte die von $\frac{1}{8}$ hat. Von den Kanten der Pyramide wird die letztere, die horizontale, die kürzeste sein, die zum Mittelpunkt konvergierenden drei werden größer als diese, jedoch kleiner als die anderen beiden vertikalen, die von allen die längsten sind. Die Spindel lagert sich parallel zu diesen, die Teilungsebene steht radial und halbiert den von der dritten und von den beiden ersten Furchungsebenen gebildeten rechten Winkel.

So entstehen 16 Blastomeren in der oberen Hemisphäre, die zwei dem Äquator der 8-Blastomeren parallele Kränze bilden und 16 in der unteren Hemisphäre, die ebenso angeordnet sind.

In diesem 32-Blastomerstadium würden die Blastomeren noch immer die Form einer dreiseitigen Pyramide zeigen, wenn das Aggregat sich nicht ausgedehnt hätte. Die zum Mittelpunkt laufenden Kanten wären länger als die übrigen, und die Spindel müßte sich ihnen parallel stellen und würde also radial, die Ebenen dagegen tangential sein.

Dasselbe würde der Fall sein, wenn in der Aggregatwand keine Spannung vorhanden wäre, die es bewirkt, daß die Zellen einer tangentiellen Zugkraft unterworfen sind. In dieser Richtung kann sich die Spindel frei verlängern, und die Teilungsebenen werden radial. Die Tatsache, daß alle anderen Teilungsebenen, die später folgen, auch radial gerichtet sind, erklärt sich daraus, daß die Ursache, die Spannung, weiter bestehen bleibt.

Die Spannung wirkt, wie schon bewiesen wurde, vom ersten Anfang der Furchung an, ihre Wirkung wird aber vom 32-Blastomerstadium an, offenbar, weil bis zu dieser Phase die Wirkungen anderer Kräfte mit ihr zusammenfallen; erst von dem 32-Blastomerstadium an werden diese entgegengesetzt wirken und nur dann wird sich der Einfluß der Spannung bemerkbar machen.

Man wird leicht verstehen, daß die Blastula darum nur aus einer einzigen Schicht bestehen kann, weil alle Ebenen radial sind.

Es entsteht eine Blastula, deren Wand aus einer einzigen Schicht von Zellen mit gleichen Volumina gebildet wird und zwar eine äquale Coeloblastula, die sehr ähnlich jener ist, die *Korschelt* und *Heider* (4) als adäquale Coeloblastula bezeichnen (S. 199).

Daraus folgt, daß

1. durch die Spannung, welcher die Wandung des Furchungsaggregats fortwährend unterworfen ist und durch das Fehlen einer Hülle oder jedweder Hemmung, die der Spannung entgegenwirken könnte, die Teilungsebenen der Blastomeren immer radial liegen;
2. unter diesen Verhältnissen die Blastula nur eine Wandung besitzen kann, die aus einer einzigen Schicht von Zellen gebildet ist, also eine äquale Coeloblastula entsteht,
3. die sphärische Form der Blastula die Folge zweier Faktoren ist: des Synchronismus der Furchung und der äqualen Teilung.

Die adäquale und inäquale einschichtige Coeloblastula.

Wir nehmen jetzt eine inäquale Teilung an, jedoch mit der Einschränkung, daß die früheren Faktoren erhalten bleiben, nämlich:

1. das Fehlen einer Hülle um das Ei; dadurch ist die Möglichkeit, daß das Furchungsaggregat sein Volumen vergrößern kann, gegeben;
2. der Synchronismus der Furchung.

Für unsere jetzigen Untersuchungen ist es überflüssig, die Ursachen der inäqualen Teilung zu erörtern. Es genügt uns, die speziellen mechanischen Lageverhältnisse zu untersuchen, die im Zellaggregat durch sie verursacht werden, und zu beobachten, welchen Einfluß sie auf die Richtung der Teilungsspindel ausübt. Da ich aber weiß, daß einige Biologen hypothetische Ursachen angeführt haben, um die inäquale Teilung erklären zu können, will ich meine Auffassung kurz mitteilen.

Ziegler (9) schreibt bei der Erklärung der mikromeren Bildung der Ctenophoren: »Was die Erklärung dieser merkwürdigen Zellteilung angeht, so muß ich hier die Hypothese machen, daß die Zentren von ungleicher Kraft sind. Ich glaube, daß man bei der Erklärung mancher Fälle inäqualer Teilung ohne die Hypothese nicht auskommen kann, und habe dieselbe schon früher bei der Beschreibung der Furchung der Nematoden aufgestellt. Ich schlage vor, eine solche Teilung, bei welcher die Zentren von ungleicher Kraft sind, heterodynamisch zu nennen« (S. 47).

Es ist schon eine sehr diskutable Annahme, daß die Zentren eine einzige Kraft ausstrahlen, die die Teilung verursacht. Daß aber dieselben Zentren zwei einander entgegengesetzte Kräfte ausströmen sollen, wie Ziegler es annimmt, ist kaum denkbar. Diese Hypothese überrascht mich jedoch nicht, weil sie die Folge der allgemein angenommenen Erklärung der Teilung ist, die für eine Folge der von den Zentren ausgehenden Kräfte gehalten wird.

In unserer Erörterung über die Teilung, die auf der biomorischen Orientierung beruht, wird die Hypothese einer solchen Kraft überflüssig. Für uns spielen die Zentren keine größere Rolle als die anderen Biomorien derselben Zelle, und in der Erscheinung der Orientierung, die die direkte Ursache der Teilung ist, machen sie nichts anderes, als die ihren Platz im System einnehmen, wie die anderen Biomorien. Sie geben also nicht einer speziellen Kraft den Ursprung, noch weniger einer Kraft mit entgegengesetzt wirkenden Komponenten, wie Ziegler annehmen will.

Um eine wahrscheinliche Erklärung der inäqualen Teilung zu finden, müssen wir uns an die so oft vergessene Tatsache erinnern, daß im Ei nicht nur Kern und Cytoplasma, sondern auch Deutoplasma vorhanden ist. Cyto- und Deutoplasma müssen stets streng voneinander unterschieden werden, obwohl diese Trennung morphologisch fehlt. Das Cytoplasma bildet einen kleineren Teil des Eies, es lebt und assimiliert. Der Kern wird vom Cytoplasma umgeben: beide habe ich mit dem Worte »Bioplasma« bezeichnet. Das ist der lebende Teil des Eies, in welchem die aktiven Lebenserscheinungen ablaufen: die Assimilation und die Teilung. Das Deutoplasma oder Vitellin hingegen (das den größeren Teil des Eies bildet) lebt nicht, kann fol-

lich nicht assimilieren, sondern wird sogar vom Bioplasma, dessen Nahrung es darstellt, assimiliert.

In einer jeden Assimilationsperiode (deren Folge die Teilung ist), ist eine Verdoppelung der Masse des Bioplasmas und dementsprechend eine Abnahme der Vitellinmasse bemerkbar. Mit dem Fortschreiten der Furchung nimmt die Bioplasma-masse in dem Verhältnis zu, in welchem die Vitellinmasse abnimmt, und wenn die Furchung bis zum Unendlichen fortschreiten könnte, würde das ganze Vitellin verschwinden und die Blastomeren beständen nur mehr aus Bioplasma.

So wird klar, warum die zuerst großen Blastomeren im weiteren Verlauf der Furchung kleiner werden, und diese sehr einfache Erscheinung ist ohne *Richard Hertwigs* (2) Kernplasmarelationshypothese zu erklären.

Die Aktivität bei der Zellteilung ist dem Bioplasma zuzuschreiben. Das vom Bioplasma umschlossene Vitellin ist nur passiv.

Es müssen aber zwischen den Teilen des Bioplasmas (Biomorien) und Deutoplasmas innere Beziehungen vorhanden sein. Dieses Verhältnis hängt von ihrer chemischen Beschaffenheit ab.

Während der Abstoßung der Richtungskörperchen tritt das Bioplasma mit dem Vitellin nicht in Beziehung, deshalb bestehen sie nur aus Bioplasma, woraus sich ihre Kleinheit erklärt. Kurz danach tritt das Bioplasma mittels seiner Furchungsspindel in ein inniges Verhältnis zum Vitellin. Dieses wechselnde Verhalten in verschiedenen Zeitpunkten erklärt sich daraus, daß im Bioplasma während der Reife eine tiefgehende chemische Veränderung vor sich geht.

Während der Teilung diffundieren die Biomorien der Spindel durch das Vitellin, das so in die bioplasmatistische Masse eingeschlossen wird, und sich in den beiden neu entstehenden Blastomeren verteilt. So wird es verständlich, daß das Verhältnis zwischen Bioplasma- und Vitellinmasse einen Einfluß auf die Furchung ausübt. Wenn der Unterschied zwischen beiden Massen nicht sehr groß ist, kann das Bioplasma das ganze Vitellin umgeben und die Teilung wird total; wenn aber die Masse des Bioplasmas sehr klein im Verhältnis zu der des Vitellins ist, haben wir die partielle Furchung vor uns.

Auch die Art wird einen Einfluß auf die Furchung haben, wie das Vitellin im Ei verteilt ist. In dieser Verteilung kann entweder nur die Dichte der verschiedenen Substanzen eine Rolle spielen, die es bilden, oder aber auch andere Ursachen.

Wenn nur die Dichte in Betracht gezogen wird, kann das Vitellin dichter, ebenso dicht, oder weniger dicht sein als das Bioplasma¹⁾.

¹⁾ *Roux* hat 1884 das geringere spezifische Gewicht des Bildungsdotters als des Nahrungsdotters und dessen umordnende Wirkung infolge der fast flüssigen Beschaffenheit in Verbindung mit der Schwerkraft direkt nachgewiesen. *Gesamm. Abhandl.* II S 1069.

Wenn das Vitellin dichter ist, so liegt es unterhalb des Bioplasmas und alle vertikalen Teilungsebenen werden eine äquale Teilung hervorrufen, während die Horizontalebenen inäquale Teilungen verursachen, d. i. die unteren Blastomeren, in welchen eine größere Menge Vitellin gespeichert ist, werden viel größer sein als die oberen (Telo-*lecithaleier*).

Wenn das Vitellin weniger dicht als das Bioplasma ist, sammelt es sich im oberen Teil des Eies und die Teilung wird in diesem Falle in den vertikalen Ebenen äqual, in den horizontalen inäqual sein und die Makromeren liegen oben (*Ctenophoreneier*).

Wenn endlich das Vitellin und Bioplasma von gleicher Dichte sind, wird das Vitellin die Eimitte einnehmen und die Teilungen werden immer äqual sein.

In den beiden ersten Fällen, angenommen, daß die Vitellinmasse nicht überwiegt, wird die Teilung total, falls sie überwiegt, partial oder discoidal sein.

Im dritten Fall aber wird die Teilung total und äqual sein, wenn das Vitellin nicht überwiegt. Wenn es aber im Übermaße vorhanden ist, kann sich die Teilung nicht bis zur Peripherie ausdehnen und die Furchen können nicht sichtbar werden (*Zentrolecithaleier*).

Wenn die Verteilung des Vitellins nur von der Schwerkraft abhängig ist, wird die Teilung in den beiden ersten Ebenen, die vertikal sind, äqual sein. Die inäquale Teilung erscheint erst mit dem Auftreten der dritten Teilungsebene. Wenn aber, wie in gewissen Mollusken- und Anellideneiern, die Teilung von Anfang an inäqual ist, so bedeutet das, daß die Verteilung des Vitellins dieser Eier von anderen, uns unbekannten Ursachen abhängt, sie lassen vermuten, daß irgendeine innere Organisation im Vitellin vorhanden ist.

Wir können aber die inäquale Teilung erklären, ohne die heterodynamische Hypothese *Zieglers* zu Hilfe nehmen zu müssen.

Kehren wir jetzt zur Furchung zurück und nehmen an, daß die inäquale Teilung nur mit der dritten Ebene eintritt und daß die Blastomeren in Oktaederstellung seien.

Die Ungleichheit der Blastomeren kann in den verschiedenen Fällen verschieden sein und wir werden ihre Folgen sehen. Wir nehmen an, daß die vier Mikromeren $\frac{1}{5}$ des ursprünglichen Blastomervolumens besitzen. Selbstverständlich besitzen die Makromeren $\frac{4}{5}$ des Volumens.

Die Radien der Mikromeren sind gleich $\sqrt[3]{\frac{1}{5}}$, die Makromeren $\sqrt[3]{\frac{4}{5}}$ des Radius R' der Blastomere, aus welcher sie entstanden sind.

Bezeichnen wir die Radien der Makromeren R'' , der Mikromeren r'' , so ist: $R'' = 0,92 R'$ und $r'' = 0,58 R'$.

In Abb. 5 stellen wir durch zwei punktierte Kreise zwei der ersten vier aneinander liegenden Blastomeren dar und erinnern uns, daß beide

sich gleichzeitig in eine Mikromere von $\frac{1}{5}$ und eine Makromere von $\frac{4}{5}$ ihres Volumens teilen.

Wenn bei der äqualen Teilung ihre Verlängerung gleich $0,80 + 0,80 = 1,60 R$ ist, so wird in diesem Fall nur $0,58 + 0,92 = 1,50 R$, folglich kleiner sein.

Da wir einen vollständigen Synchronismus beider stets adhären der Blastomeren annehmen, werden sie sich in jedem Moment um denselben Betrag verlängern und die beiden Mikro- und Makromeren nehmen so eine reziproke Lage ein, die in Abb. 5 mit Angabe der genauen Verhältnisse beider Radien wiedergegeben ist.

A und G seien die Mittelpunkte der Makro-, C und D die der Mikromeren. Wir verbinden sie mit den Geraden AC , CD , DG , AG . Die Gerade AC bezeichnet die Richtung der Spindel der linken Blastomere, GD die der rechten. Der Winkel CAG gibt die Neigung der Spindel zur Horizontalen AG an.

Dieser Winkel würde ein rechter sein, wenn die Teilung äqual gewesen wäre. Die beiden Spindeln AC und GD werden in diesem Falle parallel und vertikal. Da aber die Teilung inäqual ist, bilden sie mit der Geraden AG nicht einen rechten Winkel, sondern zwei einander gleiche Winkel, CAG und DGA .

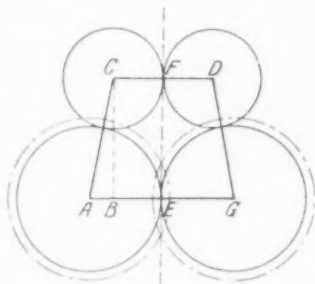


Abb. 5.

Diese Winkel bestimmen die Richtung der Spindel, und dieser wieder hängt ab von dem Verhältnis der Volumina der Blastomeren. Wir wollen deshalb ihren Wert feststellen.

Wir fällen vom Zentrum C auf die Gerade AG das Lot CB . Es entsteht das in B rechtwinklige Dreieck ACB . Dann ist $BE =$ dem Radius r'' der Mikromere, $AE =$ dem Radius R'' der Makromere und $AB =$ der Differenz beider, also $AB = AE - BE = R'' - r''$.

Da das Dreieck ABC in B rechtwinklig ist, folgt daraus: $AB = AC \times \sin ACB$; $\sin ACB = \frac{AB}{AC}$. AC ist aber gleich der Summe der Radien der Makro- und Mikromeren: $AC = R'' + r''$, also: $\sin ACB = \frac{R'' - r''}{R'' + r''}$ d. h. gleich dem Verhältnis zwischen Differenz und Summe der Makro- und Mikromerradien.

Aus dieser Formel wird ersichtlich, daß der Wert für $\sin ABC$ sich der Zu- bzw. Abnahme der Differenzen der Radien entsprechend ändert.

Wenn $r'' = R''$ wäre, würde die Differenz 0 und die Summe $2 R''$ sein; also $\sin ACB = \frac{0}{2 R''}$. Der Winkel ACB wäre 0° und die Gerade CB fiel mit der Geraden AC zusammen und stände deshalb lotrecht auf AG , genau so als ob die beiden Blastomeren gleich wären.

Wir kennen jetzt den Winkel ACB und wissen, daß der Winkel in $B = 90^\circ$ ist, Winkel CAB , den wir suchen, ist dann gleich $90^\circ - ACB$.

Wenn wir für R'' und r'' die Werte einsetzen, so ist:

$$\sin ACB = \frac{0,92 R - 0,58 R}{0,92 R + 0,58 R} = \frac{0,34 R}{1,50 R} = 0,226 R,$$

dem entspricht ein Winkel von etwa $13^\circ 15'$.

Folglich ist Winkel $CAB = 90^\circ - 13^\circ 15' = 76^\circ 45'$. Bei inäqualer Teilung werden die Spindeln sich also gegen die Ebene neigen, auf welcher die Mittelpunkte der vier Blastomeren liegen; der Neigungswinkel wird um so kleiner sein, je größer die Differenz zwischen den Volumina der Makro- und Mikromeren ist.

Man muß beachten, daß eine jede Blastomere mit den beiden benachbarten adhärirt und sie sich gegenseitig beeinflussen. Da diese beiden Kräfte gleichmäßig einwirken, wird sich die Spindel neigen, und zwar so, daß sie in einer Ebene liegt, die den von den beiden ersten Ebenen gebildeten Winkel halbiert und mit der horizontalen Ebene einen Winkel von $76^\circ 45'$ bildet.

Alle vier Spindel machen dieselbe Bewegung, konvergieren nach dem oberen Pol des Aggregats und bilden mit der Horizontalebene einen Winkel von $76^\circ 45'$.

Nach Beendigung der Teilung befinden sich auch die vier Mikromeren, unmittelbar auf den Makromeren liegend, in Oktaederstellung und zu den Ebenen in derselben Lage wie die ersten vier Blastomeren.

Die vier Mikro- und auch die Makromeren bilden um den oberen bzw. unteren Pol einen Kranz und werden wenigstens im Augenblick der Berührung einen freien Raum zwischen sich lassen, der analog zu dem Raum ist, den die vier ersten Blastomeren bilden. Zwischen dem Kranz der Mikro- und Makromeren befindet sich das Blastocoel, das, wie aus Abb. 5 hervorgeht, hier kleiner ist, als bei der äqualen Teilung und statt im Mittelpunkt des Aggregats, gegen den Mikromerpol hin verschoben ist.

Obwohl Korschelt und Heider (4) bei Beschreiben dieses Furchungstypus (Radiärtypus) im Synchronismus seine wirkliche Ursache nicht finden konnten, ist jedoch interessant zu erwähnen, wie sie seinen Zusammenfall aus der synchronen Teilung der Blastomeren folgern: »Es sei erwähnt, daß bei einem derartigen regelmäßigen Furchungstypus alle Zellen eines bestimmten Stadiums stets gleichzeitig zur Teilung

schreiten, wie dies beispielsweise von *Haecker* (1892) für *Aequorea* in trefflicher Weise nachgewiesen wurde* (S. 18).

Was die Form des Aggregats betrifft, kann sie nicht mehr von einer Kugel genau umschrieben werden, sondern wird an der Seite der Mikromeren mehr konvex sein, weil die Mittelpunkte der Blastomeren auf zwei Kurven mit verschiedenen Radien liegen (Abb. 4).

Diese Form ist der ungleichen Teilung zuzuschreiben und bleibt bestehen, solange der vollständige Synchronismus dauert.

In diesem Falle wird auch, wie bei der äqualen Teilung eine Spannung in der Wand der Blastula herrschen, die bewirkt, daß alle Ebenen sich radial anordnen; dies hat wieder die Bildung der einschichtigen Coeloblastula zur Folge, welche entweder adäqual oder inäqual, je nach der geringeren oder größeren Differenz in den Volumina der Blastomeren sein wird.

Wir schließen also,

1. daß wenn in dem 4-Blastomerstadium eine inäquale Teilung vor sich geht und zwar gleichmäßig und gleichzeitig in allen Blastomeren, die Spindeln gegen denjenigen Pol geneigt werden, wo die Mikromeren entstehen und bilden mit der Äquatorialebene einen Winkel, der um so kleiner wird, je größer die Differenz zwischen den Volumina der Blastomer ist;
2. daß die Teilungsebenen mit dem Äquator nicht zusammenfallen, sondern dem Mikromerpol um so näher liegen, je größer die Volumendifferenz der Blastomeren ist. Der gemeinsame Punkt (Kreuzungspunkt) dieser 4 Blastomeren mit dem Mittelpunkt des Aggregats nicht zusammenfällt, sondern der Mikromerpol um so näher liegt, je größer die Volumendifferenz der Blastomeren ist;
3. daß das Blastocoel deshalb weniger breit sein und eine exzentrische Lage einnehmen wird, die dem Mikromerpol um so näher sein wird, je größer die Volumendifferenz der Blastomeren ist;
4. daß wegen der inäqualen Teilung die Form des Aggregats nicht mehr genau sphärisch sein wird;
5. daß wegen der Spannung der Wand der Blastula die Teilungen immer radial sein werden, folglich die Wand aus einer einzigen Lage von Zellen bestehen wird (die adäquale und inäquale einschichtige Coeloblastula).

Der Spiralfurchungstypus.

Der Asynchronismus der Teilung und die Polarfurche.

Bisher nahmen wir in der Theorie an, daß zwischen den Blastomeren stets ein vollständiger Furchungssynchronismus vorhanden wäre. In Wirklichkeit aber kommt dieser nicht vor. Ich bewies schon in

dem ersten Teil dieser Arbeit, warum meiner Ansicht nach ein vollständiger Synchronismus nicht existieren kann. Es ist jedoch sicher, daß Grenzfälle des Asynchronismus vorkommen können, wo er so gering ist, daß er praktisch unbeobachtbar bleibt.

Nehmen wir jetzt den Asynchronismus an und betrachten wir die Folgen in ihrer verschiedenen Intensität.

Wir bewiesen schon im ersten Teil dieser Arbeit, daß wenn der Asynchronismus seinen maximalen Wert erreicht, d. h. eine der Blastomeren (die wir als gleiche annahmen), ihre Teilung schon beendet hat, wenn die der anderen beginnt, so muß ihre Spindel eine Rotation von 90° ausführen. Sie muß sich parallel zur Kante der Adhäsionsfläche der Tochterblastomeren der ersten Blastomeren stellen. So nehmen die Blastomeren eine Lage ein, die nicht oktaedrisch ist, sondern die ich als Tetraeder bezeichnen will, weil ihre Mittelpunkte die vier Eckpunkte eines Tetraeder darstellen.

Es gibt also zwei extreme Lagen, die typisch verschieden voneinander sind und die beiden extremen Werte für den Asynchronismus bezeichnen:

1. *Die Oktaederstellung* entspricht dem Nullwert für den Asynchronismus, oder einem vollständigen Synchronismus der Teilung. Ihre Merkmale sind: die Mittelpunkte der vier Blastomeren liegen alle in einer einzigen Ebene; eine jede Blastomer hat nur zwei Berührungspunkte, die in derselben Ebene liegen; die Adhäsionsflächen stehen alle auf einer einzigen Horizontalebene senkrecht; die Furchen sind orthogonal und kreuzen sich in einem Punkt.

2. *Die Tetraederstellung* entspricht dem maximalen Wert des Asynchronismus, d. h. die eine Blastomer beginnt ihre Teilung, wenn die andere schon vollkommen geteilt ist. Ihre Merkmale sind: die Mittelpunkte der vier Blastomeren liegen auf zwei orthogonalen Ebenen; die Zahl der Berührungspunkte ist 3; die Adhäsionsflächen stehen nicht senkrecht auf einer Horizontalebene; die Furchen sind nicht orthogonal und treffen sich nicht in einem Punkte, sondern in einer dazwischen gelagerten Furche.

Zwischen Oktaeder- und Tetraederstellung können aber alle Zwischenstellungen vorhanden sein. Wir müssen jetzt diese einer Betrachtung unterziehen.

Wir wissen, daß die Deviation der Spindel durch die Verlängerung verursacht wird, der die Zelle während der Teilung unterworfen ist. Wenn dieser nicht stattfinden würde, könnten die Spindeln eine jegliche Richtung einschlagen, ausgenommen natürlich die der Schwerkraft.

Der Richtungswechsel der Spindel tritt nur mit der Verlängerung der Zelle ein.

Da aber einerseits die Spindel schon gebildet ist, wenn die Verlängerung eintritt, und es andererseits ziemlich schwer ist, den Augenblick wahrzunehmen, in welchem die Zellverlängerung beginnt, ist man geneigt anzunehmen, daß ihre Teilung wirklich synchron ist, um so leichter, weil man die Bildung der Spindel in beiden Blastomeren ungefähr in demselben Zeitpunkt beobachtet.

Die Zellverlängerung geht aber zweifellos nicht in einem einzigen Augenblick vor sich. Sie verläuft langsam und stufenweise, wie alle Erscheinungen der Zellteilung von dem Zeitpunkt an, in welchem die Verlängerung beginnt, bis zu dem, in welchem die Teilung beendet ist: d. h. etwa 10 Minuten. Nehmen wir an, daß außerdem 10 Minuten notwendig seien vom Beginn der Spindelwirkung bis zu dem der Verlängerung. Die ganze Dauer des Teilungsprozesses nimmt also etwa 20 Minuten in Anspruch.

Betrachten wir jetzt die Blastomeren *A* und *B* und nehmen wir an, daß die Spindelbildung in einer von den beiden, z. B. in *B*, 10 Minuten später beginne als in *A*. Es ist klar, daß wenn *B* ihre Verlängerung beginnt, *A* schon ihre Teilung beendet hat. In den ersten 10 Minuten wird man die Spindelbildung nur in *A* sehen, in den folgenden 10 Minuten aber in allen beiden. Man könnte dann glauben, daß in beiden Blastomeren die Teilung zu derselben Zeit vor sich geht, in Wirklichkeit aber ist es nicht so und auch die Folgen sind sehr verschieden. Die Anwesenheit der Spindel ist also kein ausreichendes Merkmal, um den Synchronismus der Teilung zu beurteilen, sondern man muß die Entwicklungsphase genau angeben, in welcher sich die Spindel befand.

In dem erwähnten Fall wird schon die Blastomere *A* geteilt sein, wenn *B* ihre Verlängerung beginnt. Dadurch findet die Spindel *B* eine Hemmung in der Adhäsionsfläche der beiden, aus der Blastomere *A* entspringenden Blastomeren und dreht sich um sich selbst, macht eine Rotation von 90° und lagert sich parallel zu den Kanten der Tochterblastomeren (Tetraederstellung).

Nehmen wir hingegen an, daß die Teilungen genau synchron wären. Die Verlängerung beginnt in beiden in demselben Augenblick. Wenn sie keine Hemmung in ihrer Verlängerung finden, bleiben die Spindeln parallel und liegen in derselben Ebene, sie bilden also einen Winkel von 0° (Oktaederstellung).

Der Asynchronismus von 10 Minuten ruft also in der Spindel eine Rotation von 90° hervor; ein Unterschied von 0 Minuten eine Rotation von 0° .

Nehmen wir jetzt eine Zwischenstellung an.

Es seien nur 2 Minuten Unterschied im Asynchronismus zwischen *A* und *B*, d. h. $\frac{1}{5}$ von 10. Während 8 Minuten geht die Verlängerung

von *B* frei vor sich und die beiden Spindeln bleiben parallel; in der 8. Minute aber wird schon *A* ganz geteilt sein und ihre Adhäsionsflächen machen ihre Wirkungen auf die Spindel der Blastomeren *B* bemerkbar, welche ihre Verlängerung noch nicht beendet hat. Sie ist folglich zu einer Deviation gezwungen und macht eine Rotation. Wieviel Grad wird diese betragen?

Wir sahen, daß 10 Minuten Unterschied eine Deviation von 90° und 0 Minuten von 0° verursachen, so werden 2 Minuten $\frac{1}{5}$ von 10, d. h. $\frac{90}{5} = 18^\circ$ Drehung hervorrufen.

Wenn wir die Dauer der Verlängerung allgemein mit x bezeichnen und der Unterschied im Asynchronismus $\frac{x}{y}$ ist, wird der Winkel der Spindeldeviation $\frac{90^\circ}{y}$.

Selbstverständlich geht die Spindeldeviation allmählich bis zur Beendigung der Teilung weiter. So erklärt sich, warum *Robert* und *Conklin* beobachteten, daß der spirale Charakter (gleiche Erscheinung zu dieser) der Furchung am Ende der Kernteilung viel ausgesprochen ist. Diese Tatsachen beweisen auch die vollständige Beweglichkeit der Spindel in der Zelle.

Die Deviation der Spindel geht so vor sich, daß von den beiden Tochterblastomeren von *B* die eine ein wenig über, die andere ein wenig unter der entsprechenden Basenblastomere, die Tochterblastomeren von *A* sind, gelagert ist. Deshalb werden sich die beiden Tochterblastomeren von *A* und *B* auf einer Ebene befinden, die höher liegt als die der beiden anderen.

Die Mittelpunkte der vier Blastomeren liegen nicht mehr auf einer einzigen Ebene, wie in der Oktaederstellung, sie liegen aber auch nicht auf zwei orthogonalen Ebenen (wie der Tetraederstellung), sondern auf zwei unter einem Winkel von $\frac{90^\circ}{y}$ geneigten Ebenen.

Diese Lage bedingt, daß die Keimhöhle, die ihr Maximum in der Oktaeder-, ihr Minimum in der Tetraederstellung besitzt, auch einen Zwischenwert annehmen muß.

Ebenso zeigen die Furchen eine veränderte Lage. Während sie in der reinen Oktaederstellung durch zwei einander unter 90° im Eimittelpunkte sich kreuzenden Geraden dargestellt sind, projiziert in einer Ebene, sind sie in diesem Fall durch eine mediane Linie gebildet, von deren beiden Endpunkten zwei andere Linien divergieren.

Diese Erscheinung nannte *Rauber* »Brechungslinie«, *Roux* »doppelte Brechung«. Das Mediansegment bezeichnete *Rabl* als »Querfurche«.

O. Hertwig als »Polarfurche«, Conklin als »Polar furrow«, Robert¹⁾ als »Sillon polaire«.

Die beiden Linien, die an den beiden Endpunkten eines solchen Mediansegmentes divergieren, sind die erste bzw. zweite Furchung.

Wir wollen hier die verschiedenen Versuche nicht besprechen, die zur Erklärung dieser Erscheinung angeführt wurden. Ich weise auf die schöne Arbeit von Robert (6) hin, wo die Frage ausgiebig erörtert wird. Ich muß jedoch erwähnen, daß Blochmann (1) die wirkliche Ursache erkannte und sie dem Asynchronismus der Teilung zuschrieb.

Robert hielt aber seine Erklärung für ungenügend und bemerkt: »Il faut remarquer que, dans un très grand nombre de cas, il existe des sillons polaires même quand les premiers blastomères se divisent rigoureusement en même temps: c'est ce que nous venons de voir pour le Troque« (S. 313).

Ich bezweifle, daß Robert einen zu dem oben erwähnten analogen Fall gefunden hat, daß er aus der Anwesenheit der Spindel in den Blastomeren auf die Gleichzeitigkeit der Teilung schließen könnte, ohne zu prüfen, ob diese Spindeln in derselben Entwicklungsphase seien.

Nach Roux's Beispiel (7), der mit Öltropfen experimentierte, versuchte Robert mit Seifenblasen die Lagen der Blastomeren zu reproduzieren. Diese Versuche sind sehr interessant, können aber die Frage nicht lösen, weil hier nicht die Ursache der Anordnung von vier — wie die Öltropfen und Seifenblasen — freien Blastomeren gesucht wird, sondern die, die den beiden Blastomeren bei der Teilung in vier eine solche Anordnung gibt. Es handelt sich also darum, die Ursache der Spindelrichtungen zu erklären und nicht die Art und Weise, wie die Blastomeren Aggregate bilden, die schon eine Folgeerscheinung ist.

Korschelt und Heider (4) haben recht, wenn sie bemerken: »In Wirklichkeit handelt es sich beim Spiraltypus nicht — wie man wohl denken könnte — um eine nach jeder Teilung erfolgende sekundäre Lageveränderung der Teilprodukte. Es werden vielmehr in der Regel bereits die Spindeln in der entsprechenden schrägen Lage angelegt« (S. 52), und dann fahren sie fort: »Es deutet dies darauf hin, daß die Ursachen für die den Spiraltypus kennzeichnenden schrägen Teilungen nicht direkt im Verhältnis der Oberflächenspannung, sondern in inneren, konstitutiven Eigenschaften der Blastomeren zu suchen sind« (S. 53).

Den Ursprung der »doppelten Brechung« und der »Brechungslinie« und folglich der »Polarfurchung« braucht man weder in Kapillarerscheinungen, noch in den Wirkungen des Vitellins zu suchen — wie

¹⁾ Im Ei, in welchem die Furchung (wie bei der *Arenicola*, *Sternaspis*) von der ersten Ebene an inäqual ist, beobachtet man auch die Polarfurchung. Die Ursache dafür ist aber eine ganz andere als die, worüber wir sprachen; sie wird deshalb an anderer Stelle behandelt.

Kofoid und Conklin —, sondern einfach in dem Asynchronismus der Teilung.

Es wird nicht überflüssig sein zu erklären, daß *Ludwig* (5) bei der *Asterina gibbosa* bemerkte, daß eine der beiden Blastomeren schon geteilt ist, wenn die andere ihre Teilung beginnt. In diesem Falle nehmen die Blastomeren eine reine Tetraederform an, wie wir es für den Maximalwert des Asynchronismus bewiesen.

Bei der *Neritina fluviatilis* bemerkt *Blochmann* (1): »Die Kerne der Furchungskugeln zweiter Generation haben die Spindelform angenommen und in der Spindel von *A* sind die Elemente der Kernplatte schon viel weiter auseinander gerückt als in *A'*« (S. 154). Diesem geringfügigen Teilungsasynchronismus entspricht eine Zwischenstellung der vier Blastomeren zwischen Oktaeder und Tetraeder, unserer Erörterung genau entsprechend.

Die wirkliche Ursache der Bildung der Polarfurche und der Brechungslinie ist nichts anderes, als die plötzliche Verschiebung der zwei gegenüberstehenden Basenblastomeren, deren Mittelpunkte sich auf einer mehr erhöhten Ebene befinden als diejenige, auf welcher die Mittelpunkte der beiden anderen liegen. Wie wir bewiesen, ist diese Verschiebung aber eine Folge der Neigung der Spindel, die durch den Teilungsasynchronismus hervorgerufen wird.

In der reinen Oktaederstellung erscheinen die Furchen, von oben betrachtet und auf eine Horizontalebene projiziert, als zwei Gerade, die sich unter einem rechten Winkel im Mittelpunkt des Eies schneiden. Wenn aber die erwähnte Verschiebung vor sich geht und die beiden gegenüberstehenden Basenblastomeren hinaufgerückt sind, bedecken sie teilweise die beiden anderen; daraus folgt, daß:

1. die vier Berührungspunkte wie auch die Mittelpunkte der Blastomeren sich nicht mehr in einer Ebene befinden;
2. ihre Adhäsionsebenen deshalb nicht mehr senkrecht auf derselben Horizontalebene stehen, sondern unter einem Winkel, der um so kleiner ist als 90° , je größer die Verschiebung der Blastomeren war;
3. deshalb diese Ebenen nicht zusammenfallen;
4. die an der Oberfläche dieser Ebenen sich befindenden, auf eine Horizontalebene projizierten Furchen nicht mehr von vier im Mittelpunkt der Figur zusammentreffenden — das sind zwei kontinuierliche — Geraden dargestellt werden, sondern durch vier Kurven;
5. diese nicht im Mittelpunkt der Figur zusammentreffen, sondern sich um so weiter von dem Mittelpunkte entfernen, je größer die Verschiebung der Blastomeren von der Horizontalebene ist.

Nach diesem ist es selbstverständlich, daß sich an den beiden Polen des Aggregats nicht vier, sondern nur zwei Blastomeren befinden und diese in einer Ebene adhären, die sich als Tangente durch den Berührungspunkt und durch die beiden Punkte, wo sich die Furchen treffen, zieht. Diese Ebene wird in der Projektion durch eine Gerade dargestellt, die die Adhäsionsfurche der beiden Blastomeren ist.

So entsteht die charakteristische Brechungslinie, von welcher die drei Segmente ihren Ursprung nehmen, d. h. die beiden äußeren stellen wirklich die ersten Furchungen dar oder die primitiven Adhäsionsebenen der verschobenen Blastomeren, die Mediane (Polarfurche) hingegen ist ein neues Gebilde.

Stellen wir jetzt in Abb. 6 vier Blastomeren in reiner Tetraederstellung dar.

Der Kreis $ABDE$ stellt die Peripherie des Eies dar. Die Kurven AC und DC' bezeichnen die beiden Teile der ersten Furche, die in Oktaederstellung sich in O getroffen hätten, kontinuierlich ineinander übergehend und anscheinend eine einzige Furche bilden würden. In diesem Fall hingegen sind ihre Endpunkte in C und C' auseinander gezerrt. Ihre Verbindung wird durch die Furche CC' angegeben, die die Adhäsionsebenen der beiden gegenüberstehenden Basenblastomeren ist, die die obere Hemisphäre einnehmen, während die anderen die analoge Lage in der unteren haben.

Die Furche CC' ist eine Kurve, die aber in der Projektion durch eine Gerade, die sogenannte Polarfurche, dargestellt ist. Die Furchen AC und DC' mit der Polarfurche CC' bilden die sogenannte Brechungslinie. Deshalb adhärirt die Blastomere $ACC'EF$ an den anderen drei Blastomeren.

Die Ebene ACO bildet mit der Horizontalebene (in unserer Abbildung die Ebene des Papiers) einen Winkel von 45° , weil die beiden Schwesterblastomeren $ACC'EF$ und $EC'DF'F$ eine Rotation von 45° machten. Die beiden Schwesterblastomeren $BCC'DF'$ und $BCAFF'$, die Basen der beiden anderen sind, haben zu gleicher Zeit eine Rotation von 45° gemacht, aber in entgegengesetzter Richtung. Die Ebene ACO , die die Adhäsionsfläche zwischen den beiden Basen bezeichnet, steht folglich senkrecht auf die Ebene BCO , die wieder die Adhäsionsfläche zwischen den beiden Schwesterblastomeren bezeichnet.

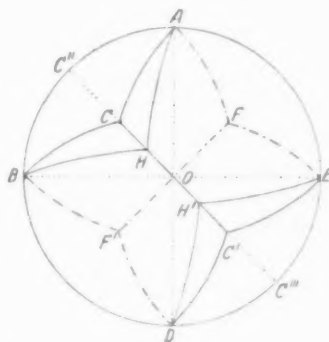


Abb. 6.

Die vier Blastomeren befinden sich genau in der typischen Tetraederstellung.

Beachten wir, daß in dieser Lage die Mittelpunkte der vier Blastomeren wieder im gleichen Abstand vom Eimittelpunkt sind und so das Aggregat eine Form annimmt, die durch eine Sphäre umschreibbar ist.

Nehmen wir an, daß die Blastomeren statt mit 45° gegen die Horizontalebene und mit 90° gegeneinander geneigt zu sein, nur mit der Hälfte gegen die Horizontalebene, d. h. mit $22^\circ 30'$, und gegeneinander mit 45° geneigt sind. Die Adhäsionsebene der anliegenden Basenblastomeren $AHH'E$ und $AH'B$ wird durch die Ebene AHO bezeichnet. Und so bezeichnet DOH' die Adhäsionsebene der Blastomere $HBDH'$ mit der anliegenden Basenblastomere $DH'E$.

Man sieht auch, daß die Polarfurche ihre Länge verändert. Im ersten Falle ist sie durch CC' dargestellt, im zweiten durch HH' , die nur ein Teil von CC' ist.

Wir können also feststellen, daß die Länge der Polarfurche vom Winkel abhängt, den die Adhäsionsebenen oder die Spindeln miteinander bilden, oder, bezogen auf eine Horizontalebene, vom Winkel, die die Adhäsionsflächen oder die Spindeln mit dieser Ebene bilden. Man möge also beachten, daß, auf die Horizontalebene bezogen, der Winkel den halben Wert besitzt, den die Ebenen oder Spindeln untereinander bilden.

Daraus erkennt man die Wichtigkeit, die die Länge der Polarfurche für die Feststellung der Größe des durch die Ebenen und Spindeln gebildeten Winkels hat, weil sie eng miteinander verknüpft sind. Deshalb ist es nötig, die Länge der Polarfurche in ihrer Beziehung zum Radius R des Eies für die verschiedenen Fälle zu ermitteln.

Betrachten wir zuerst den Fall, in welchem die Ebene ACO mit der Horizontalebene einen Winkel von 45° bewirkt; diese Stellung entspricht genau der reinen Tetraederstellung, in welcher die Polarfurche die Länge CC' hat.

Da wir einen Winkel von 45° annehmen, wird die Ebene ACO den rechten Winkel halbieren, der durch die Horizontalebene und durch die mit AO bezeichnete Vertikalebene gebildet ist. Aus demselben Grunde wird BCO den durch die Horizontalebene und durch die mit BO bezeichnete Vertikalebene gebildeten rechten Winkel halbieren. Der Punkt C , der den Punkt bezeichnet, in dem die beiden Ebenen auf der Sphärenoberfläche zusammentreffen, wird von A und B gleich weit entfernt liegen. Ebenso kann man es für C' beweisen, das von B und E gleich weit entfernt ist.

Bestimmen wir also die Länge von CC' , wenn der Neigungswinkel 45° ist, d. h. bei reiner Tetraederstellung.

Angenommen, daß die Ebene ACO sich gegen AO verschiebt, bis sie lotrecht zur Horizontalebene (die Ebene des Papiers) liegt, sie wird dann mit AO zusammenfallen und die Polarfurche wird nur vom Punkt O dargestellt, ihre Länge wird also 0 sein.

Wenn sich hingegen die Ebene ACO im entgegengesetzten Sinne verschiebt, d. h. gegen C'' hin, so wird der mit der Horizontalebene gebildete Winkel zunehmen. Wenn sie mit der Horizontalebene zusammenfällt, wird der Punkt C auf C'' fallen und der mit der Horizontalebene gebildete Winkel Null sein. Wenn mit C' dasselbe geschieht, geht dieser zu C''' und die Polarfurche wird so die Länge $C''C'''$ annehmen, die der Diameterprojektion D des Eies entspricht, und so wird OC'' , das die Hälfte von D ausmacht, dem Eiradius gleich.

Wenn also einem Winkel von 90° eine Polarfurche vom Werte Null zugeordnet ist und einem Winkel von 0° eine Polarfurche von der Länge des Eidurchmessers D , so ist es klar, daß einem halben Winkel von 90° eine Polarfurche von der Größe $\frac{D}{2} = R$ und einem Winkel von $\frac{90^\circ}{5}$ eine Polarfurche von $\frac{1}{5} D$ entspricht.

In Abb. 6 ist der Winkel, den die Ebene ACO bildet, wenn sie in Punkt C fällt, 45° , d. h. die Hälfte von 90° , folglich ist $CC' = R$. Wenn sie dagegen in Punkt H fällt und einen Winkel bildet, der $22^\circ 30' = \frac{90^\circ}{4}$ angenommen wird, wird $HH' = \frac{D}{4} = \frac{R}{2}$.

Wenn wir mit S die Länge der Polarfurche, mit a den von den Spindeln gebildeten Winkel, mit a' die Neigung der Ebene ACO auf die Horizontalebene bezeichnen (a' ist immer die Hälfte von a), kann man die folgende Tabelle, die Werte der Polarfurchen und der entsprechenden Winkel mit 5° Unterschied, aufstellen:

Tabelle I.

| Winkel $a = 90^\circ$ | Winkel $a' = 45^\circ$ | Polarfurche $S = R$ |
|---|--|-----------------------|
| * $a = \frac{8}{9} 90^\circ = 80^\circ$ | * $a' = \frac{8}{9} 45^\circ = 40^\circ$ | * $S = \frac{8}{9} R$ |
| * $a = \frac{7}{9} 90^\circ = 70^\circ$ | * $a' = \frac{7}{9} 45^\circ = 35^\circ$ | * $S = \frac{7}{9} R$ |
| * $a = \frac{6}{9} 90^\circ = 60^\circ$ | * $a' = \frac{6}{9} 45^\circ = 30^\circ$ | * $S = \frac{6}{9} R$ |
| * $a = \frac{5}{9} 90^\circ = 50^\circ$ | * $a' = \frac{5}{9} 45^\circ = 25^\circ$ | * $S = \frac{5}{9} R$ |
| * $a = \frac{4}{9} 90^\circ = 40^\circ$ | * $a' = \frac{4}{9} 45^\circ = 20^\circ$ | * $S = \frac{4}{9} R$ |
| * $a = \frac{3}{9} 90^\circ = 30^\circ$ | * $a' = \frac{3}{9} 45^\circ = 15^\circ$ | * $S = \frac{3}{9} R$ |
| * $a = \frac{2}{9} 90^\circ = 20^\circ$ | * $a' = \frac{2}{9} 45^\circ = 10^\circ$ | * $S = \frac{2}{9} R$ |
| * $a = \frac{1}{9} 90^\circ = 10^\circ$ | * $a' = \frac{1}{9} 45^\circ = 5^\circ$ | * $S = \frac{1}{9} R$ |

Die allgemeine Formel lautet:

$$S = \frac{R \times a}{90} \quad a = \frac{90 S}{R} \quad a' = \frac{45 S}{R}$$

Mit Hilfe der Werte für die Furche können wir die Werte des Teilungsasynchronismus ermitteln.

Wir können diesen Wert in Beziehung zu der ganzen Dauer der Teilung angeben, den wir in beiden Blastomeren gleich annehmen und mit T bezeichnen.

Wenn eine der beiden Blastomeren ihre Teilung zum Beispiel n Minuten später beginnt als die andere, können wir ihren Asynchronismus durch n/T ausdrücken. So erreicht der Asynchronismus seinen Maximalwert, wenn $n = T$ ist, also $x = 1$. Ist hingegen $n = 0$, so ist $x = 0$, das bedeutet den vollständigen Synchronismus.

Nun wissen wir aber, daß, wenn $n = T$ und $x = 1$ ist, erhält man die reine Tetraederstellung, der $S = R$ entspricht; falls aber $n = 0$ und $x = 0$ ist, so ist auch $S = 0$, d. i. reine Oktaederstellung. Wenn also $x = 1/10 T$ ist, wird $S = 1/10 R$ sein. Durch die Messung von S kann man also den Wert des Asynchronismus feststellen. Die allgemeine Formel lautet: $x = \frac{ST}{R}$.

Wir gaben in der Tabelle I die Werte von S im Verhältnis zu dem Winkel an; so kann man jetzt folgende Tabelle aufstellen:

Tabelle II.

| Wenn $S = R$ | $a = 90^\circ$ | $a' = 45^\circ$ | $x = T$ |
|---------------------------|----------------|-----------------|---------------------|
| $\circ S = \frac{8}{9} R$ | $a = 80^\circ$ | $a' = 40^\circ$ | $x = \frac{8}{9} T$ |
| $\circ S = \frac{7}{9} R$ | $a = 70^\circ$ | $a' = 35^\circ$ | $x = \frac{7}{9} T$ |
| $\circ S = \frac{6}{9} R$ | $a = 60^\circ$ | $a' = 30^\circ$ | $x = \frac{6}{9} T$ |
| $\circ S = \frac{5}{9} R$ | $a = 50^\circ$ | $a' = 25^\circ$ | $x = \frac{5}{9} T$ |
| $\circ S = \frac{4}{9} R$ | $a = 40^\circ$ | $a' = 20^\circ$ | $x = \frac{4}{9} T$ |
| $\circ S = \frac{3}{9} R$ | $a = 30^\circ$ | $a' = 15^\circ$ | $x = \frac{3}{9} T$ |
| $\circ S = \frac{2}{9} R$ | $a = 20^\circ$ | $a' = 10^\circ$ | $x = \frac{2}{9} T$ |
| $\circ S = \frac{1}{9} R$ | $a = 10^\circ$ | $a' = 5^\circ$ | $x = \frac{1}{9} T$ |

Erläutern wir das an einem Beispiel: Wir betrachten den von Robert (6) gewählten Fall für die Entwicklung des Trochus, bei dem seiner Ansicht nach kein Asynchronismus vorkommt.

Abb. 115 Pl. XIII stellt eine 4-Blastomerphase des Trochus magus dar. Man kann den Durchmesser des Eies nicht mehr erkennen (er gibt zwar 0,115 mm dafür an) (S. 295) und auch den des Aggregats nicht, weil es keine sphärische Form mehr besitzt. Diesen Mangel kann man aber beseitigen und sich den wirklichen Wert sehr annähern, wenn man den Mittelwert beider Achsen nimmt. Die größere Achse ist 52 mm, die kleinere 46 mm, Mittelwert = 49 mm, Radius = 24,5 mm, Polarfurche = 3 mm, folglich etwa $1/8 R$. Der Winkel a , den die beiden Spindeln bilden, ist $1/8 90^\circ = 11^\circ 15'$; Winkel a , den die Spindeln mit der Ebene des Papiers bilden, ist die Hälfte = etwa

5°37'; der Asynchronismus $x = \text{etwa } \frac{1}{8}$ der Teilungsdauer. Wenn wir für die Dauer der Teilung auch 60 Minuten annehmen, wird der Asynchronismus doch nur 7½ Minute dauern, ein Zeitraum, der der Beobachtung leicht entgeht und so erklärt es sich, daß er der Aufmerksamkeit *Roberts* entging.

Auch die Abb. 116 gibt dieselben Maße sowohl für die Durchmesser, wie auch für die Furchen an.

Wählen wir jetzt die Abb. 41 und 42 der Tafel VII der Arbeit *Blochmanns* (1) über die Entwicklung der *Neritina*. Die Größen der Achsen sind: 44 und 39 mm, Mittelwert 41,5, $R = 20,75$ mm, die Furche 8,5 mm, d. h. etwa $\frac{5}{12} R$. Winkel a wird etwa 37°30', a' etwa 18°45' betragen: der Asynchronismus besitzt den Wert von $\frac{5}{12}$. Wenn wir auch hier eine Teilungsdauer von 60' annehmen, wird der Asynchronismus 25' dauern.

So ist es verständlich, daß die längere Dauer des Asynchronismus der Aufmerksamkeit *Blochmanns* nicht entging, wie es bei der Beobachtung *Roberts* am *Trochus* der Fall war.

Wenn die Lage der Blastomeren eine rein tetraedrische ist, bildet sich an dem, der Polarfurche entgegengesetzten Pole eine andere, der ersten gleichlange Furche, deren Richtung aber orthogonal zur ersten ist. Es ist hingegen bekannt, daß in gewissen Fällen die beiden Furchen, die aber nie die Länge dieser haben und so der reinen Tetraederstellung nicht, sondern einer Intermediärstellung entsprechen, parallel gelagert sind.

Die Ursache können wir leicht feststellen.

Die Polarfurche wird durch die Adhäsion beider gegenüberliegenden Basenblastomeren hervorgerufen, die sich durch ihre Rotation höher lagern. In derselben Zeit führen die anderen beiden diese Rotation aus und befinden sich mehr unten.

Wenn die 4 Blastomeren vollständig gleich sind, werden genau in derselben Lage bleiben, sowohl die oberen, wie die unteren. In diesem Falle werden die Geraden, die Tangenten in den Berührungspunkten der Blastomeren die künftige Adhäsionsebene bezeichnen, auch die Polarfurche kreuzen. Wenn hingegen die beiden oberen Blastomeren größer als die unteren beiden sind, so findet Adhäsion zwischen den beiden Polen dieser beiden Blastomeren statt und nicht zwischen den beiden anderen. Die untere Furche wird parallel zur oberen sein.

Wenn die Teilung wegen der verschiedenen Dichte des Vitellins inäqual ist, ist es sehr wahrscheinlich, daß die vier, bei der Teilung entstehenden Blastomeren nicht von gleicher Größe sind. Die Gleichheit wäre nur möglich, wenn die Teilungsebenen vollständig vertikal lägen. Da das aber nicht vorkommt, weil die Spindeln nicht hori-

zontal sein können, müssen die Blastomeren von verschiedenen Volumina sein und der Unterschied ist um so hervortretender, je stärker die Neigung der Spindel ist.

Dieser Typus der Furchung wurde Spiralfurchungstypus genannt. Seine Ursache liegt, wie wir sahen, im Asynchronismus der Teilung. Ob er läotrop oder dexiotrop ist, hängt natürlich von der Lage der Blastomeren zum Beobachter ab. Wenn die Blastomere, bei der die Teilung später eintritt, sich rechts vom Beobachter befindet, wird sich die Spindel von rechts nach links drehen (in entgegengesetzter Richtung des Uhrzeigers) und wird läotrop. Die Polarfurche zeigt die Richtung wie CC' in Abb. 6. Wenn dieselbe sich rechts befindet wird sich die Spindel in der entgegengesetzten Richtung drehen, d. h. dexiotrop, und die Polarfurche wird eine zu CC' orthogonale Richtung annehmen.

Es bleibt uns noch übrig, das Volumen des Aggregats und die Breite des Blastocoels zu untersuchen im Vergleich zu dem des Aggregats in derselben 4-Blastomerenphase, aber in Oktaederstellung.

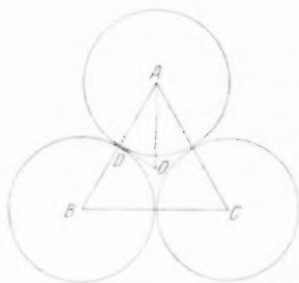


Abb. 7.

In Abb. 7 stellen wir 3 Blastomeren in dieser Phase, in der Projektion einer wirklichen Tetraederstellung dar.

Oben ist hier der Mittelpunkt des Aggregats, der auch in diesem Falle mit dem Eimittelpunkt zusammenfällt. Wie in der oktaedrischen, so verhält sich auch in dieser Stellung die Entfernung der Mittelpunkte

der Blastomeren voneinander, wie ihre doppelten Radien. Ihre Entfernung vom Eimittelpunkt wird aber verschieden sein.

Wir bezeichnen mit A, B, C die Mittelpunkte der drei Blastomeren, mit O den Eimittelpunkt, der dem Zentrum der Abb. entspricht. Verbinden wir die Mittelpunkte, so erhalten wir das gleichseitige Dreieck ABC , dessen Winkel je 60° sind. Verbinden wir O mit dem Berührungspunkt D und mit dem Mittelpunkt A , so entsteht das rechtwinklige Dreieck ADO rechtwinklig in D ; der Winkel DAO wird die Hälfte von Winkel $DAC = 30^\circ$ sein. So ist $AO = AD$

$\sin AOD$

Winkel $ADO = 90^\circ$, Winkel $DAO = 30^\circ$, Winkel $AOD = 180^\circ - 120^\circ = 60^\circ$. Die Gerade AD ist der Radius r der Blastomere A , der gleich $0,80 R \times 0,80 R = 0,64 R$ ist (Eiradius). Setzt man die entsprechenden Werte ein, so ist $AO = \frac{0,64 R}{0,86603} = 0,73 R$.

In der analogen Phase der Oktaederstellung ist die Entfernung D der Blastomermittelpunkte vom Eimittelpunkt $= 0,90 R$. In der Tetraederstellung ist also die Entfernung der Blastomeren vom Eimittelpunkt viel kleiner.

Der Radius des ganzen Aggregats wird also $0,73 R + 0,64 R = 1,37 R$ gegenüber $1,54 R$ der Oktaederstellung, so wird die Entfernung der Blastomerwand vom Eimittelpunkt, die die Breite des Blastocoels darstellt, $0,73 R - 0,64 R = 0,09 R$, statt $0,26 R$.

Wir können also folgern, daß: während in der Oktaederstellung die 4-Blastomerphase durch eine bedeutende Dilatation des Aggregats und die Bildung eines breiten Blastocoels gekennzeichnet ist, dieselbe Phase der Tetraederstellung mit einer Kontraktion des Aggregats und der Bildung eines viel weniger ausgedehnten Blastocoels verbunden ist.

Wenn in der Oktaederphase die Adhäsion bedeutend abnimmt, so daß manchmal sogar das Blastocoel verschwindet, gilt dies für die Tetraederstellung um so mehr.

Beachten wir schließlich noch, daß die Entfernung der Blastomermittelpunkte vom Eimittelpunkt in der Tetraederstellung ($0,73 R$) genau gleich ist der, die die Blastomeren in Oktaederstellung in der auf die der achten folgende Phase haben.

Während in der 8-Oktaederphase der Radius der Blastomeren $0,51 R$ ist, und so der Radius des Aggregats $0,51 R + 0,73 = 1,24 R$, ist in der 4-Tetraederstellung die Entfernung der Mittelpunkte zwar $0,73 R$, der Radius der Blastomeren aber $0,64 R$. Der Radius des Aggregats wird also $0,73 R + 0,64 R = 1,37 R$ sein, also größer als in der 8-Oktaederstellung. Das Volumen des Aggregats wird also größer.

Das Blastocoel ist in der 8-Oktaederstellung $0,73 R - 0,51 R = 0,22 R$. In der 4-Tetraederstellung $0,73 R - 0,64 R = 0,09 R$, also bedeutend kleiner.

Wenn wir diese Resultate zusammenfassen, können wir folgendes schließen:

1. Die Ursache des Spiralfurchungstypus ist der Asynchronismus der Teilung;
2. die Wirkungen des Asynchronismus sind: die Tetraederstellung oder eine Zwischenstellung zwischen Tetraeder und Oktaeder, das Auftreten der Brechungslinie und der Polarfurche;
3. die Länge der Polarfurche steht in enger Beziehung zum Winkel der Spindelrotation. Dem maximalen Winkel (90°) entspricht eine Länge der Furche, die gleich dem Eiradius ist (Tetraederstellung), dem minimalen Winkel eine Länge $= 0$ (Oktaederstellung); in den Zwischenstellungen ist die Länge der Furche eine Funktion des Radius und direkt proportional dem Teile des rechten Winkels, den die Richtung der Spindeln bilden;

4. die Länge der Polarfurche, als Funktion des Eiradius, ist dem Werte des Asynchronismus direkt proportional. Einem Nullwert (vollständiger Synchronismus) entspricht eine Furche von 0 (Oktaederstellung). Einem maximalen Asynchronismus entspricht eine Furche, die dem Eiradius gleich ist (Tetraederstellung). Einem Asynchronismus von einem Zwischenwerte entspricht eine Furche, deren Länge durch das Verhältnis zum Radius den Wert des Asynchronismus angibt;
5. im Gegenteil zur Oktaederstellung, nimmt das Volumen des Aggregats beim Übergang in die 4-Blastomerphase ab, die Blastomerzentren nähern sich dem Eimittelpunkt, und das Blastocoel wird viel kleiner.

Der Asynchronismus in den Oktaeder-, Tetraeder- und Zwischenstellungen.

Wenn wir mit der Prüfung der letzten Phasen der Furchung fortfahren, in denen sich die Erscheinungen immer mehr, so ist es notwendig, die verschiedenen Faktoren zu trennen, die auf die Richtung der Spindeln einen Einfluß ausüben, und alle möglichen Kombinationen dieser Faktoren zu prüfen. Wir sprechen hier immer von vollständig freien Eiern, die irgendwelchen Hemmungen nicht unterliegen, die ihre Furchung stören könnten. Wir werden in einem anderen Teil dieser Arbeit sehen, von welcher Wichtigkeit die äußeren Hemmungswirkungen für die Furchung sind, wie Schale, Krypten, Eihüllen, und in welchem Grade ihre Form und Dimension in Rechnung gezogen werden muß.

Die Faktoren sind die folgenden:

1. Oktaederstellung;
2. Tetraederstellung;
3. Zwischenstellung;
4. Äquale Teilung;
5. Inäquale Teilung;
6. Synchronismus der Teilung;
7. Asynchronismus der Teilung.

Die möglichen Kombinationen sind die folgenden:

- I. Oktaederstellung; äquale Teilung; Synchronismus;
- II. Oktaederstellung; inäquale Teilung; Synchronismus;
- III. Oktaederstellung; äquale Teilung; Asynchronismus;
- IV. Oktaederstellung; inäquale Teilung; Asynchronismus;
- V. Tetraederstellung; äquale Teilung; Synchronismus;
- VI. Tetraederstellung; inäquale Teilung; Synchronismus;
- VII. Tetraederstellung; äquale Teilung; Asynchronismus;
- VIII. Tetraederstellung; inäquale Teilung; Asynchronismus;

- IX. Zwischenstellung; äquale Teilung; Synchronismus;
 X. Zwischenstellung; inäquale Teilung; Synchronismus;
 XI. Zwischenstellung; äquale Teilung; Asynchronismus;
 XII. Zwischenstellung; inäquale Teilung; Asynchronismus.

§ I.

Oktaederstellung; äquale Teilung; Synchronismus.

Wir sahen zuvor, daß das Resultat dieser Faktoren die Bildung einer einschichtigen, äqualen Coeloblastula mit Radiärfurchungstypus ist.

§ II.

Oktaederstellung; inäquale Teilung; Synchronismus.

Das Resultat ist auch, wie wir sahen, die Bildung einer adäqualen oder inäqualen einschichtigen Coeloblastula mit Radiärfurchungstypus.

§ III.

Oktaederstellung; äquale Teilung; Asynchronismus.

Um die Erscheinungen, die wir prüfen wollen, verständlicher zu machen, ist es vorteilhaft, die vier aggregatbildenden Blastomeren nach der Projektionsmethode Merkator von der Seite betrachtet und auf eine Ebene projiziert darzustellen.

Seien *A, B, C, D* in Abb. 8 die vier Blastomeren. In der Oktaederstellung liegen ihre Mittelpunkte alle in einer Stellung, die durch die sie verbindenden Geraden *ABCD* dargestellt werden kann.

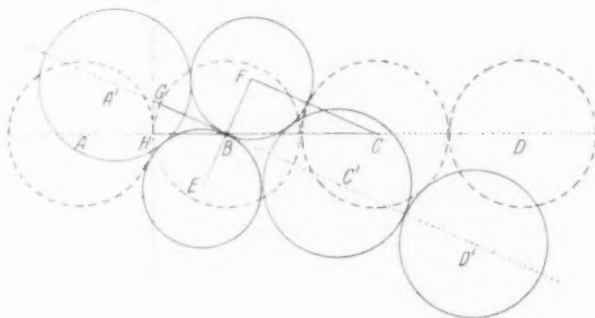


Abb. 8.

Wenn kein Asynchronismus vorhanden wäre und alle zu der gleichen Zeit sich teilen würden, ständen ihre Spindeln alle senkrecht auf *AD* und die entstehenden acht Blastomeren lägen alle direkt übereinander, so daß die Geraden, die die Mittelpunkte der oberen und der unteren verbinden und die Spindelrichtungen bezeichnen, auf der Gerade *AB* senkrecht wären.

Wenn aber eine der Blastomeren z. B. *B* vor den anderen sich teilt, ändern sich die Verhältnisse.

Die Blastomere B muß ihren Zusammenhang mit der ihr adhärierenden A und C bewahren. Wenn sich auch diese zu demselben Zeitpunkte teilen würden, wäre ihre Verlängerung stets in gleichem Maß von den Blastomeren A und C begleitet, und die Spindel der Blastomere B wäre vertikal, wie auch die von A , C und D . Da aber diese letzteren sich nicht teilen, so muß sich die Spindel von B zur Horizontalebene neigen und ihre Neigung wird vom Radius der Tochterblastomeren und vom Radius der ungeteilten Blastomeren bestimmt.

In Abb. 8, wo die genauen Verhältnisse der Radien dargestellt sind, sieht man deutlich, daß die Spindel von B , die durch die Gerade EF , die die Zentren verbindet, bezeichnet ist, mit der horizontalen Geraden AD den nicht rechtwinkligen Winkel FBC bildet.

Im Dreieck BFC ist BF der Radius einer Tochterblastomere, BC ist die Summe der beiden Radien der ursprünglichen Blastomeren, FC die Summe der Radien einer Tochter- und einer Mutterblastomere. Die Werte der Winkel hängen natürlich ab vom Verhältnis zwischen diesen Radien. Diese Verhältnisse kennen wir genau, da wir äquale Teilung annehmen.

Wenn wir mit R' die Radien der Mutterblastomeren A , B , C , D mit r die Radien der Tochterblastomeren bezeichnen, wird $r = 0,80 R'$ da das Volumen der Tochterblastomeren die Hälfte der mütterlichen gleich ist, so ist: $BF = r = 0,80 R'$; $BC = R' + R' = 2 R'$; $FC =$

$$R' + r = R' + 0,80 R'. \text{ Von der Formel } \cos \frac{\alpha}{2} = \sqrt{\frac{s \times (s - a)}{bc}},$$

wo a , b , c , die Seiten, α den der Seite, a gegenüberliegenden Winkel, $s = \frac{1}{2}(a + b + c)$ ist, können wir den Winkel FBC durch Einsetzung der entsprechenden Werte ermitteln. $BF + BC + FC = 0,80 R' + 2 R' + R' + 0,80 R' = 4,60 R'$, also:

$$\cos \frac{FBC}{2} = \sqrt{\frac{2,30 (2,30 - 1,80)}{0,80 \times 2}} R' = \sqrt{\frac{1,15}{1,60}} R' = \frac{1,07}{1,26} = 0,84920,$$

dem ein Winkel von $31^{\circ} 50'$ entspricht. Der Winkel FBC ist doppelt so groß, also $63^{\circ} 40'$.

Die Spindel der Blastomere B ist gegen die Horizontalebene wegen ihres Asynchronismus unter $63^{\circ} 40'$ geneigt.

In Abb. 8 ziehen wir die Senkrechte GB auf die Gerade FE , die die Richtung der Spindel angibt. Diese wird die Teilungsebene bezeichnen, die die Tangente trifft, die durch den Berührungspunkt H der beiden Blastomeren A und B zum Punkt G zieht.

Vom Dreieck BHG , das in H rechtwinklig ist, kennen wir die Seite $BH = 0,64 R'$; der Winkel in H ist 90° ; der Winkel GBH ist $90^{\circ} - 63^{\circ} 40'$. Der Winkel GBH wird also: $90^{\circ} - 63^{\circ} 40' = 26^{\circ} 20'$. Jetzt können wir den Wert von GH ermitteln. $GH = HB \tan \angle HGB = 0,50587 R'$, d. h. ein wenig größer als die Hälfte von R' .

Die Tangente GH bezeichnet die Adhäsionsfläche der beiden Blastomeren A und B . Wenn diese Fläche in H begrenzt wäre, würde GH der Radius sein, der die Hälfte der Blastomerradien und folglich der Durchmesser der Adhäsionsfläche die Hälfte des Blastomerdurchmessers wäre.

Wir wissen aber, daß der Wert für den Durchmesser der Adhäsionsflächen der Blastomeren im allgemeinen viel höher ist. In den Eiern der Seeigel erreicht er $\frac{15}{16}$ des Diameters, und wir können annehmen, daß auch in anderen Eiern sein Wert nicht sehr unter diesen ist.

In diesem Falle wird die Teilungsebene BG nicht auf den Endpunkt der Adhäsionsfläche fallen, sondern auf einen Punkt zwischen dem Mittelpunkt und der Peripherie. Das bedeutet, daß die Adhäsion zwischen den Blastomeren F und A bestehen bleibt.

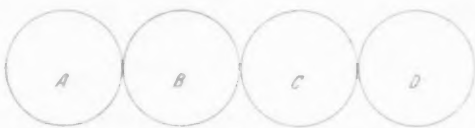


Abb. 9.

Bei der Teilung muß F zu A adhären bleiben, diese muß folglich von A nach A' verrücken, indem sie eine Rotation um den Punkt B von $63^\circ 40'$ macht. Dieser Winkel ist dem Winkel gleich, den die Spindel bildet.

Man könnte ebenso zeigen, daß auch die Blastomer C nach C' rücken muß. So kommt eine Verschiebung der Blastomeren zustande, die ausschließlich durch den Asynchronismus bewerkstelligt wird.

Um die Wirkungen dieser Verschiebung zu beurteilen, wollen wir einen Vergleich zwischen den Oktaeder- und Tetraederstellungen der Blastomeren machen.

In der Oktaederstellung (Abb. 9) liegen in Merkatorprojektion die Mittelpunkte der Blastomeren alle auf einer Ebene und die Blastomeren berühren einander in zwei Punkten.

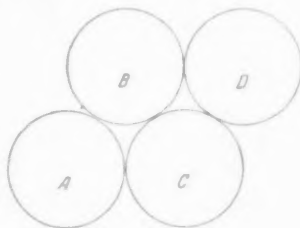


Abb. 10.

In der Tetraederstellung (Abb. 10) in derselben Merkatorprojektion liegen die vier Blastomeren auf zwei parallelen, übereinander gelagerten Ebenen und berühren einander in drei Punkten.

Daraus ist leicht ersichtlich, daß nach der erwähnten Verschiebung der Blastomeren diejenigen, die sich in Oktaederstellung befanden, in die Tetraederstellung übergehen werden.

So hat der Asynchronismus die Oktaederstellung in die Tetraederstellung umgewandelt.

Man versteht, warum dann die Spindeln der anderen Blastomeren, nach ihrer Teilung derselben Richtung folgen und in der Projektion sich parallel zu den ersten lagern. So entstehen 8 Blastomeren, die nicht wie im Radiärfurchungstypus übereinander gelagert sind, sondern abwechselnd in zwei übereinander liegenden Ebenen liegen und sind parallel, wie beim Spiralfurchungstypus.

Der Asynchronismus der Teilung ruft also den Spiralfurchungstypus vor auch bei äqualer Teilung.

So folgern wir, daß Oktaederstellung, äquale Teilung, Asynchronismus zur Bildung der äqualen einschichtigen Coeloblastula mit Spiralfurchungstypus führen.

§ IV.

Oktaederstellung; inäquale Teilung; Asynchronismus.

Nehmen wir an, daß die Mikromere $\frac{1}{5}$ ihrer Blastomere ausmacht, so ist die Makromere $\frac{4}{5}$ derselben. Der Radius der Mikromere $r'' = 0,58 R'$ und der der Makromere $0,92 R'$, wenn R' der Radius der Mutterblastomere ist.

Die Spindel schlägt folglich die Richtung BE ein (Abb. 11).

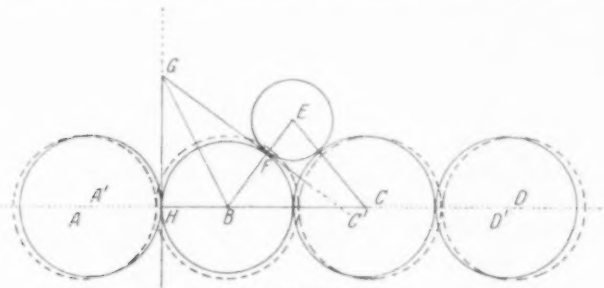


Abb. 11.

In Abb. 11 bezeichnet der innere Kreis den Umriß der Makromere nach abgelaufener Teilung. E bezeichnet das Zentrum der Mikromere. Der innere Kreis mit dem Zentrum B bezeichnet die Peripherie der Makromere, die natürlich kleiner mit $\frac{1}{5}$ des Volumens der ursprünglichen Blastomere ist.

Verbinden wir jetzt B und E mit C . Es entsteht das Dreieck BEC .

Nennen wir den Radius der Makromere R' und den der Mikromere r'' . Die Seiten des Dreiecks BEC sind:

$$BE = R' + r'' = 0,92 R' + 0,58 R' = 1,50 R'.$$

$$BC = R' + R' = R' + 0,92 R' = 1,92 R'.$$

$$CE = R' + r'' = R' + 0,58 R' = 1,58 R'.$$

Und ihre Summe ist:

$$BE + BC + CE = 1,50 R' + 1,92 R' + 1,58 R' = 5 R'.$$

Deshalb ist $\cos \frac{EBC}{2} = \sqrt{\frac{2,50 (2,50 - 1,58)}{1,92 \times 1,50}} R' = \sqrt{\frac{2,30}{2,75}} R' =$
 $\frac{1,51}{1,65} = 0,91515$, dem ein Winkel von etwa $23^{\circ}40'$ entspricht. Der
 Winkel EBC ist doppelt so groß, also $47^{\circ}20'$.

Aus Abb. 11 ist leicht abzuleiten, daß dieser Winkel um so kleiner ist, je größer die Differenz zwischen den Volumina der Mikro- und Makromeren wird.

In Abb. 11 fallen wir das Lot durch den Berührungspunkt F auf die Spindel BE . Diese stellt die Teilungsebenen beider Blastomeren dar und trifft die Ebene, die die Adhäsion zwischen A und B bezeichnet, im Punkte G . So entstehen zwei Dreiecke: HCB das in H , FGB das in F rechtwinklig ist. Diese beiden Dreiecke haben die gemeinsamen Hypothenuse GB , HB ist gleich BF als Radius derselben Blastomer und die Winkel in H und in F sind rechte. So ist auch der Winkel HBG gleich dem Winkel FBG . Der Winkel EBC ist aber, wie schon bewiesen, $47^{\circ}20'$, also Winkel $HBG = 180^{\circ} - 47^{\circ}20' = 132^{\circ}40'$ und die Hälfte $66^{\circ}20'$.

So ist $HG = HB \tan HBG = 0,92 R' \tan 66^{\circ}20' = 0,92 R' \times 2,28167 = 2,09 R'$.

Je größer die Differenz zwischen den Volumina der Tochterblastomeren ist, um so eher wird also die Adhäsionsfläche die Teilungsebene kreuzen.

Die Teilungsebene fällt im Gegensatz zur äqualen Teilung nicht mit der Adhäsionsfläche der Blastomeren zusammen.

Wenn bei der äqualen Teilung die beiden Tochterblastomeren der Blastomere A anhafteten und diese unter Beibehaltung ihrer Adhäsion sich zu verschieben genötigt war, wird bei der inäqualen Teilung diese Adhäsion beider Blastomeren mit A nicht mehr bestehen, und deshalb die Teilung der Blastomere B nicht mehr eine Verschiebung der Blastomere A bedingen.

Wenn die Ungleichheit der Tochterblastomeren nur unbedeutend und die Adhäsionsfläche sehr groß ist, kann es vorkommen, daß auch bei inäqualer Teilung die Teilungsebene mit der Adhäsionsfläche der beiden ersten Blastomeren zusammenfällt. In diesem Falle erfolgt auch die Verschiebung der Blastomeren.

Aber auch jetzt wird der Oktaeder in die Tetraederstellung übergehen, obwohl keine Verschiebung der Blastomeren stattfindet, weil die Mikromeren nicht über den Makromeren liegen, sondern mit ihnen abwechseln und sie werden so mit ihren Mittelpunkten auf der Ebene liegen, die die Adhäsion zwischen den unterliegenden Makromeren bezeichnet, wie es für den Spiralfurchungstypus charakteristisch ist.

Bei der inäqualen Teilung wird der Asynchronismus auch einen Übergang von der Furchung im Radialtypus zu der im Spiraltypus hervorrufen.

Oktaederstellung, inäquale Teilung, Asynchronismus verursachen also eine adäquale oder inäquale einschichtige Coeloblastula mit Spiralfurchungstypus.

§ V.

Tetraederstellung; äquale Teilung; Synchronismus.

Da wir bewiesen, daß die Tetraederstellung schon eine Folge des Asynchronismus ist, wird der Asynchronismus wahrscheinlich auch in den späteren Teilungen vorhanden sein. Dieses Zusammentreffen der verschiedenen Bedingungen kommt in der Natur selten vor, es ist jedoch interessant, ihre Folgen zu betrachten.

Die Blastomeren in Tetraederstellung sind natürlich unter wesentlich anderen Bedingungen, als die der Oktaederstellung. In der Oktaederstellung sind sie nur in zwei vertikalen Flächen adhärent, die ein freies Verlängerungsfeld im vertikalen Sinne darstellen, danach lagert sich die Spindel und gibt so dem Radiärfurchungstypus den Ursprung.

In der typischen Tetraederstellung aber (Abb. 6) sind die vier Blastomeren in drei gleichen, von außen durch drei Furchen bezeichneten Flächen adhärent, die ein gleichseitiges sphärisches Dreieck darstellen, dessen Oberfläche gleich $\frac{1}{4}$ der gesamten Oberfläche der Sphäre ist. In dieser typischen Tetraederstellung wird auch die Polarfurchung ebenso lang, wie die anderen Furchen, und da wir schon bewiesen, daß in diesem Falle die Sehne der Polarfurchung gleich dem Radius der Sphäre ist, werden die Seiten dieses Dreiecks durch Sehnen dargestellt, die gleich demselben Radius sind.

Wenn wir jetzt beachten, daß dieser Radius der Radius R des Eies ist und daß der Radius der Blastomeren $0,80$ von $0,80$ von $0,80 R = 0,51 R$ ausmacht und uns noch in die Erinnerung zurückrufen, daß der Wert der Verlängerung gleich dem vierfachen Radius ist — in diesem Falle $2,04 R$ —, so werden die Seiten der erwähnten Dreiecke viel kürzer sein und die Verlängerung der Spindel deshalb eine Hemmung bilden, deren Wert in drei Richtungen der drei Seiten gleich ist.

Andererseits aber müssen die Sphärchen, die sich während der Teilung bilden, und in der Blastomere wachsen und später zu Tochterblastomeren werden, sich in einem Punkte berühren, der dem Blastomermittelpunkt entspricht. Die Spindelachse muß immer durch dieses Zentrum gehen und wird folglich an der Oberfläche der Blastomere durch eine den Winkel halbierende Gerade bezeichnet werden.

Die Spindel dieser Blastomeren kann nie parallel den Seiten sein, sondern folgt immer der Richtung der halbierenden Geraden, folglich

befindet sich eine der entstehenden Blastomeren immer auf einer Spitze des Dreiecks, das die Mutterblastomer darstellt, die andere aber in der Mitte der gegenüberliegenden Seite.

Welche von den drei halbierenden Geraden wird von der Spindel gefolgt?

Das wird natürlich von der Lage der Blastomeren zu einer Horizontalebene abhängen, auf welche wir zurückgreifen müssen.

Wir weisen also auf die Lage hin, die die Blastomeren in Abb. 6 zu der von der Ebene des Papiers dargestellten Horizontalebene haben.

Die Blastomere $ACC'EF$ ist bestrebt, durch Einwirkung der Schwerkraft ihre Spindel horizontal zu stellen in der Richtung AE . Wenn aber ihre Verlängerung beginnt, findet sie in der Adhäsionswende FAC , FEC' eine Hemmung und wechselt ihre Richtung, um die von EC einzunehmen, die eine Halbierende des Winkels C ist, nach welcher sie sich leichter verlängern können.

Aus demselben Grunde schlägt die Spindel $ACBFF$, die im Begriff ist, sich horizontal zu AB zu lagern, die Richtung AF ein, die Spindel $CBF'DC'$ die von DC' und die Spindel $F'BC'EF$ die von DF .

So entstehen vier unter 30° zur Horizontalebene geneigte Spindeln, zwei obere und zwei untere parallel zueinander, die acht Blastomeren den Ursprung geben, von denen vier in den Endpunkten der beiden Polarfurchen gelagert, die anderen vier zwischen sie eingeschaltet sind.

Wie man sieht, wird der Spiralfurchungstypus trotz des Teilungs-synchronismus bewahrt.

Während in der Oktaederstellung der Asynchronismus die Wirkungen des Synchronismus vernichten und einen primitiven Radiärfurchungstypus in den Spiralfurchungstypus umwandeln kann, kommt der entgegengesetzte Fall nicht vor. Der Synchronismus ist nicht imstande, den Radiärfurchungstypus in den Spiralfurchungstypus umzuwandeln.

Die Tetraederstellung, äquale Teilung, Synchronismus bringen also eine äquale einschichtige Coeloblastula mit Spiralfurchungstypus hervor.

§ VI.

Tetraederstellung; inäquale Teilung; Synchronismus.

Die Ungleichheit der Teilung wird immer von einer größeren Anhäufung des Vitellins in einem Teil der Blastomere verursacht. Wenn wir aber annehmen, daß diese verschiedene Verteilung durch die Schwerkraft oder größere Dichte eines Teiles des Vitellins bedingt ist, so folgt daraus, daß wenn die Spindel sich vertikal lagert, sich die Makromere unten, die Mikromere oben befindet. Wenn das Vitellin von geringerer Dichte wäre, würde es sich natürlich oben anhäufen und die Spindel stände vertikal und die Makromere befände sich oben, die Mikromere unten.

Die Ungleichheit ist also in diesem Falle streng an die Spindelrichtung gebunden. Wenn diese horizontal wäre, könnte die Ungleichheit nicht zustande kommen.

Wir sahen, daß in den Blastomeraggregaten in typischer Tetraederstellung es nicht möglich ist, daß alle Spindeln vertikale oder annähernd vertikale Richtung hätten. Die Ungleichheit der Blastomeren kann also nicht so deutlich sein, wie bei den anderen Teilungen, wo die Spindeln eine vertikale oder annähernd vertikale Richtung besitzen.

Als Resultat ergibt sich: Tetraederstellung, inäquale Teilung, Synchronismus bedingen immer die Bildung einer adäqualen oder inäqualen einschichtigen Coeloblastula mit Spiralfurchungstypus.

§ VII.

Tetraederstellung; äquale Teilung; Asynchronismus.

Dasselbe Resultat wie in § V, also: Bildung einer äqualen einschichtigen Coeloblastula mit Spiralfurchungstypus.

§ VIII.

Tetraederstellung; inäquale Teilung; Asynchronismus.

Dasselbe Resultat wie in § VI: Bildung einer adäqualen oder inäqualen einschichtigen Coeloblastula mit Spiralfurchungstypus.

§ IX.

Zwischenstellung (zwischen Oktaeder und Tetraeder); äquale Teilung; Synchronismus.

In der typischen Tetraederstellung ist der äußere Umriß der Blastomeren durch ein gleichseitiges, sphärisches Dreieck gebildet, weil die Polarfurche, die die eine Seite darstellt, den anderen beiden gleich ist. Wir sahen aber, daß sie mit der Neigung der Blastomeren abnimmt, so daß sie *O* wird, wenn die Blastomeren in die reine Oktaederstellung übergehen, werden dann nur die Adhäsionsflächen der Blastomeren vertikal. In diesem Falle können nur die Spindeln parallel sein und sich frei, ohne Hemmung verlängern.

In der Intermediärstellung aber sind die Adhäsionsflächen mehr oder weniger gegeneinander geneigt und diejenigen Blastomeren, die mit der oberen Polarfurche adhäreren, konvergieren zum oberen Pol, diejenigen, die mit der unteren Polarfurche adhäreren, zum unteren Pol.

Da die Spindeln nicht vertikal sein können, stoßen sie während ihrer Verlängerung gegen das ihnen entgegenliegende Hemmnis, die Adhäsionsflächen, und müssen so eine zur Horizontalebene geneigte Stellung einnehmen. Diese Deviation muß natürlich gleich sein, wenn die Blastomeren gleich sind.

Wenn wir also den ganzen Ablauf der Teilung von Schritt zu Schritt verfolgen, ergibt sich folgendes: Die Spindeln werden zumeist

horizontal liegen, um sich dann langsam zu verschieben und vertikal zu richten, dann nochmals verschieben und sich entweder rechts oder links neigen. Dann beobachten wir, daß die beiden Tochterblastomeren, die sich zuerst im Mittelpunkt der Polarfurche berühren, eine Rotation in einer Horizontalebene ausführen, um diesen Punkt, bis sie die beiden Endpunkte der Polarfurche nicht mehr erreichen. Nach Beendigung der Teilung bilden die beiden Blastomeren — wieder einander adhärierend — eine neue Polarfurche, die die frühere rechtwinklig kreuzt.

Auch in diesem Falle wird das Resultat die Bildung einer äqualen einschichtigen Coeloblastula mit Spiralfurchungstypus sein.

§ X.

Zwischenstellung; inäquale Teilung; Synchronismus.

Was für die äquale Teilung gesagt wurde, gilt auch für die inäquale; die Verlängerung der Spindel aber ist um so kleiner, je größer der Unterschied in den Volumina beider Blastomeren ist. Folglich wird die Neigung der Spindeln und ebenso auch die Rotation der Mikromeren um ihren Berührungspunkt geringer. Die neu entstehende Polarfurche wird zur ersten nicht senkrecht stehen, sondern mit ihr einen Winkel bilden, der kleiner als 90° ist.

Auch jetzt entsteht eine adäquale oder inäquale einschichtige Coeloblastula mit Spiralfurchungstypus.

§ XI.

Zwischenstellung; äquale Teilung; Asynchronismus.

Dasselbe Resultat wie in § IX.

§ XII.

Zwischenstellung; inäquale Teilung; Asynchronismus.

Dasselbe Resultat wie in § X.

Diese Resultate sind nur für den Furchungstypus gültig. Was den Typus der Blastula betrifft, die daraus entsteht, so muß man das relative Volumen der Makro- und Mikromeren, wie auch den Asynchronismus der Teilung in Betracht ziehen.

Läotropismus und Dexiotropismus.

Wir haben bewiesen, daß die Spindeln in der Tetraederstellung nicht vertikal sein können, und wir müssen nun feststellen, wie sie ihre Neigung vollbringen.

Wir müssen beachten, daß die Blastomeren bei der Teilung sich verlängern, sie jedoch ihre Adhäsion beibehalten. Wenn nur zwei Blastomeren vorhanden sind, und nur die eine sich teilt, die andere nicht, muß sich die erste bei ihrer Verlängerung gegen die zweite, sich nicht teilende, neigen.

Wenn aber drei Blastomeren vorhanden sind, wird die mittlere sich nach rechts, wie nach links bewegen können. Wenn beide seitlichen Blastomeren sich unter gleichen Bedingungen befinden, d. h. beide in Ruhe oder beide in Teilung, jedoch in vollständigem Synchronismus sind, steht die mittlere Spindel unter dem gleichen Einfluß von beiden Seiten und neigt sich indifferent gegen die eine oder die andere. *A priori* kann man also ihre Richtung nicht feststellen.

Wenn wir aber statt des maximalen Asynchronismus oder vollständigen Synchronismus einen intermediären Asynchronismus annehmen, d. h. die Teilungen in sukzessiven Zeitpunkten beginnen, jedoch die Differenzen zwischen ihnen geringer und so alle gebildeten Spindeln auch in den verschiedenen Entwicklungsphasen sichtbar sind, dann wird eine jede Blastomere von beiden Seiten angeregt und zwar nicht von gleichen, sondern verschiedenen Kräften und deshalb wird ihre Neigung nicht mehr indifferent sein, sondern eine bestimmte.

Nehmen wir z. B. an, daß Blastomere *A* links einer Blastomere *B* rechts einer Blastomere *D* hätte und von diesen *B* nach *A*, jedoch vor *D* sich teilte. Zu einem bestimmten Zeitpunkte werden die Spindeln von *A* und *B* schon gebildet sein, nicht aber die von *D*. Die Spindel von *A* wird sich dann nach *D* neigen, mit welcher sie ihre Kohärenz bewahren muß und die ihre Teilung noch nicht begann.

A ist aber auch zu *B* adhärent, und wird so mit ihrer Neigung nach *B* auch die Spindel von *B* mit sich ziehen, die sie deshalb gegen *A* und so auch gegen *D* neigt. Die beiden Spindeln werden dieselbe Richtung einschlagen und sich gegen die Blastomere *D* neigen.

Betrachten wir die vier Blastomeren in der Tetraederstellung, die wir mit *A, B, C, D* bezeichnen: mit den Zahlen 1, 2, 3, 4 benennen wir die Teilungen ihrer Reihenfolge nach. So bezeichnen wir mit *A*₁, *B*₂, *C*₃, *D*₄, daß *A* vor *B*, *B* vor *C* und *C* vor *D* sich teilt.

Wir müssen natürlich ihre gegenseitige Lage in Betracht ziehen. Wir nehmen einstweilen an, daß die Blastomeren *A* und *B* von der linken, die sich früher teilte, *C* und *D* von der rechten, die sich später teilte, abstammen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß *A* und *B*, die früher entstanden, auch ihre Teilung früher beginnen, und wir bezeichnen sie deshalb mit 1 oder 2, dagegen *C* und *D* mit 3 oder 4.

Die möglichen Kombinationen sind folgende:

- | | |
|--|--|
| 1. <i>A</i> ₁ , <i>B</i> ₂ , <i>C</i> ₃ , <i>D</i> ₄ | 2. <i>A</i> ₂ , <i>B</i> ₁ , <i>C</i> ₃ , <i>D</i> ₄ |
| 3. <i>A</i> ₁ , <i>B</i> ₂ , <i>C</i> ₄ , <i>D</i> ₃ | 4. <i>A</i> ₂ , <i>B</i> ₁ , <i>C</i> ₄ , <i>D</i> ₃ |

Ihrer gegenseitigen Stellung entsprechend folgende:

- | | | | | | | | |
|----|---|---|---|---|---|----|---|
| | <i>B</i> ₂ , <i>C</i> ₃ , | <i>B</i> ₁ , <i>C</i> ₃ , | <i>B</i> ₂ , <i>C</i> ₄ , | <i>B</i> ₁ , <i>C</i> ₄ , | | | |
| 1. | <i>A</i> ₁ , <i>D</i> ₄ , | 2. | <i>A</i> ₂ , <i>D</i> ₄ , | 3. | <i>A</i> ₁ , <i>D</i> ₃ , | 4. | <i>A</i> ₂ , <i>D</i> ₃ , |

In dem ersten Fall wird A_1 ihre Spindel zu D_4 hinneigen, sofort danach neigt sich B_2 gegen A_1 , dann C_3 gegen B_2 und endlich B_4 gegen C_3 . Die Spindeln werden sich also entgegen der Bewegung des Uhrzeigers drehen, sie werden *läotrop*.

Im zweiten Falle wird die Spindeln B_1 zuerst zwischen A_2 und C_3 schwanken. Die Spindel A_2 neigt sich aber sofort gegen D_4 , die Spindel B_1 bewegt sich in demselben Sinne, und ebenso auch B_3 und D_4 . Sie werden auch *läotrop*.

Im dritten Falle ist die Richtung der Spindel A_1 zuerst unbestimmt, dann aber neigt sich die Spindel von B_2 zu C_4 und auch die Spindeln von D_3 und C_4 drehen sich in der Richtung des Uhrzeigers, sie werden also *dexiotrop*.

Im vierten Fall endlich neigt sich die Spindel von B_1 zu C_4 , die von A_2 zu B_1 , jene von D_3 zu A_2 , so werden alle *dexiotrop*. Wenn die Blastomeren umgetauscht würden, also A und B rechts, C und D links lägen, wären die früheren *läotropen* Spindeln *dexiotrop* und umgekehrt.

Aus allem diesen folgt, daß:

1. im Falle eines maximalen Asynchronismus und vollständigem Synchronismus (beide sind in Wirklichkeit sehr unwahrscheinlich), der *Läotropismus* und *Dexiotropismus* nicht von der gegenseitigen Stellung der Blastomeren abhängig sind;
2. hingegen beim intermediären Asynchronismus sie von der Lage abhängen;
3. die später entstehende Blastomere die Richtung der Spindel feststellt;
4. wenn diese Blastomere sich im zweiten oder vierten Quadrant befindet, die Spindeln *läotrop* sind; wenn sie sich aber im ersten oder dritten befindet, sind sie *dexiotrop*.

Jetzt bleibt noch zu untersuchen, ob die Tatsachen den theoretischen Feststellungen entsprechen. In der schon erwähnten Arbeit von *Blochmann* über die *Neritina* (1), wo der Asynchronismus betont ist, ist schon gesagt, daß die später entstehende Blastomere den ersten Quadrant einnimmt und die Spindeln *dexiotrop* sind, genau unseren Feststellungen gemäß.

Wir müssen zu einem ähnlichen Resultat kommen auf Grund der von *Robert* (6) an *Trochus* beobachteten Teilungen, die nach dem Autor vollständig synchron sind. Diese Tatsache ist aber nicht genau.

Das Aggregat wird in dem Falle aus acht Blastomeren gebildet sein.

Dieser neue Umstand ruft neue mechanische Bedingungen hervor, die wir begründen wollen.

Kaum nach der Beendigung der Teilung adhäreren die vier oberen Blastomeren an den vier unteren. Da aber die Spindeln nicht vertikal, sondern geneigt sind, werden die Adhäsionsflächen, die zur Spindelachse senkrecht stehen, nicht horizontal, sondern auch entsprechend geneigt sein. Die Folge ist, daß die letzten Spindeln der Wirkung dieser Ebenen unterliegen und nicht mehr der Richtung der ersten folgen.

In Abb. 12 ist diese Erscheinung dargestellt.

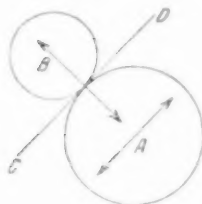


Abb. 12.

Es sei die Blastomere A, die die mit einer geneigten Spindel versehene Blastomere B gibt. Die Adhäsionsebene wird die Richtung CD haben. Die neue Spindel von A kann nicht mehr die Richtung AB haben, sondern (da die Adhäsionsfläche genügend ausgedehnt ist) wird sie sich zur Adhäsionsfläche CD parallel stellen. So folgt einer dextroten Richtung eine läotrope und umgekehrt.

Diese beiden Erscheinungen, die fast immer den Spiralfurchungstypus herbeirufen, wurden von *Korschelt* und *Heider* (4) in folgenden beiden Regeln zusammengefaßt:

1. *Perpendikularitätsregel*: bei jeder Teilung steht die Spindel senkrecht zur Richtung, welche die Spindel der vorhergegangenen Teilung einhielt.
2. *Alternanzregel*: Es wechseln in regelmäßiger Aufeinanderfolge dextrope und läotrope Teilungen miteinander ab.

Diese Regeln sind aber keine Erklärungen, sondern nur Feststellungen der Tatsachen. Mir scheint aber, daß die Erklärung, die wir in diesen Erscheinungen gaben, ausreichend seien. Wir können also zusammenfassend sagen, daß:

1. der Asynchronismus die Ursache der Neigung der Spindeln ist;
2. der intermediäre Asynchronismus die Ursache des Dexio- und Läotropismus ist;
3. die Neigung der Spindeln und auch der Teilungsebenen die Ursache ist, weshalb dextrope und läotrope Spindeln bei der sukzessiven Teilung sich abwechseln (Alternanzregel) und auch weshalb die Spindeln einer Teilung zu den der vorangehenden senkrecht sind (Perpendikularitätsregel).

Die Form der Blastula.

Der Asynchronismus beeinflusst auch die Form, die die Blastula annimmt.

Nehmen wir das Blastomeraggregat in der 8-Blastomerphase an — vier obere und vier untere —, ob sie gleich oder ungleich sind,

spielt geringe Rolle, es mögen aber die oberen ihre Teilung früher beginnen als die unteren.

Nach wenigen Teilungen werden die oberen Blastomeren viel kleiner als die unteren, und so müssen ihre Mittelpunkte auf einer Kurve liegen, deren Radius kleiner ist, als die, auf der die Mittelpunkte der unteren sich befinden. Der obere Teil der Blastula ist also mehr konvex als die untere.

Dies tritt noch deutlicher hervor, wenn man annimmt, daß die oberen Blastomeren kleiner sind. Dann, wie in der Blastula des *Amphioxus*, wird der obere, den Mikromeren entsprechende Teil mehr konvex, der untere mehr oder weniger abgeplattet.

Wenn man hingegen annimmt, daß die Blastomeren sich immer zu gleicher Zeit teilen, wird die Blastula bei äqualer Teilung immer ihre primitive sphärische Form beibehalten. Wenn aber aus den ersten Teilungen Mikro- und Makromeren hervorgehen, wird dasselbe Verhältnis zwischen ihnen bleiben, und die Blastula wird keine wirkliche sphärische Form besitzen.

Wenn man noch annimmt, daß die unteren Blastomeren — die Makromeren — sich rascher als die Mikromeren teilen, so werden sie nach einer gewissen Anzahl von Teilungen, bei denen ihr Volumen immer abnimmt, das Volumen der Mikromeren erreichen und dann die Blastula doch noch sphärische Form annehmen.

Der Asynchronismus und so der Rhythmus der Teilung der Blastomeren, übt seinen Einfluß auch auf die Form der Blastula aus und zwar in den verschiedensten Entwicklungsperioden, in denen entweder eine ganze sphärische oder eine der sphärischen sehr nahestehende Form, die auf dem einen oder anderen Pol eingedrückt ist, begünstigt.

Zusammenfassend kommen wir zu folgendem Resultat:

1. Wie auch immer die Stellung der Blastomeren sei, Oktaeder, Tetraeder oder aber eine Zwischenstellung, der Asynchronismus ruft stets den Spiralfurchungstypus hervor.

2. Der Asynchronismus wandelt den Radiärfurchungstypus in den Spiralfurchungstypus um, der Synchronismus kann aber den Spiralfurchungstypus nicht in den Radiärfurchungstypus umwandeln.

3. Der Lätotropismus und Dextiotropismus sind Folgen des Asynchronismus und der gegenseitigen Stellung des Blastomeren.

4. Die Alternanz- und Perpendikularitätsregel sind Folgen der Neigung der Spindeln.

5. Der Spiralfurchungstypus wird weder durch Kapillaritätserscheinungen, noch durch innere konstitutionelle Eigenschaften der Blastomeren verursacht, sondern ausschließlich durch die mechanischen Bedingungen, unter welchen sich die Spindeln durch den Asynchronismus befinden.

6. Der Asynchronismus ist also der Rhythmus der Teilung, der Form der Blastula in jedem Augenblick ihrer Entwicklung ganz erheblich beeinflußt¹⁾.

¹⁾ *Anmerkung des Herausgebers.* Der Herr Verfasser behandelt vorstehend kausalanalytisch das »typische« sichtbare Verhalten der Blastomeren bei der Morulation und Blastulation. Dieses Verhalten, bzw. diese Tätigkeit der Blastomeren wird noch genauer gekennzeichnet, indem Bezug darauf genommen wird, daß diese Zellen sich auch *anders* verhalten, in *anderer Weise tätig sein können*. Das bekunden vor längerer Zeit von mir angestellte »Explantationsversuche«.

Im Jahre 1893 habe ich Morulae und Blastulae des Frosches in halbprozentiger Kochsalzlösung zerrissen; die dadurch isolierten Zellen wurden also in diese Lösung »explantiert« (*Roux*, Ges. Abhandl. 2. S. 987 und dieses Archiv Bd. 1 Cytotropismus, Bd. 3 Cytotaxis). Viele der isolierten Blastomeren näherten sich einander bis zur Berührung (Cytotropismus). Viele dieser, oder zufällig sich berührende Zellen vereinigten sich dann flächenhaft miteinander (Zellenselbstzusammenfügung, Cytarmerie). Dies geschah in sehr verschiedenem, oft noch über die Zusammenfügung der Blastomeren im Keime hinausgehendem Maße, nämlich nicht bloß so, daß die Blastomeren sich wie normal im Keim mit »ebener« Fläche, und unter Umschließen der typischen Interzellularlücke, aneinander abplatteten, sondern manchmal auch unter halbrunder Umschließung einer Zelle durch die andere und stets ohne Interzellularlücke. Diese Zellenzusammenfügung (Cytarmie) kann ferner so weit gehen, daß am Rande keine Furche mehr vorhanden ist (»geschlossene« Vereinigung). Die flächenhaft vereinigten Zellen können sich gegeneinander verschieben (Cytolisthesis), also sich noch umordnen; und manche Zellen treten wieder aus der Vereinigung von zwei und mehr Zellen aus oder werden ausgestoßen (Zellenselbsttrennung, Cytochorismus).

Es wird genau festzustellen sein, wie weit diese in »abnormen« Verhältnissen beobachteten Vorgänge der »Zellenselbststörung« (Cytotaxis) der Blastomeren bei der Bildung der Morula und Blastula, also bei der »typischen« Entwicklung *nicht* vorkommen. Soweit dies der Fall ist, bekundet es, daß diese vorhandenen »Vermögen« (*Roux*, lateinisch »Potenz« genannt) der Blastomeren beim »typischen« Geschehen nicht oder nicht in so hohem Maße aktiviert oder durch typische Gegenwirkungen gehemmt werden; dies zum Teil wohl deshalb weil bei der typischen Entwicklung die fremden Reize fehlen, welche auf die explantierten Zellen wirken und wohl die *Oberflächenspannung der Zellen ändern*, welche Spannung nach meiner Auffassung diese cytotaktischen Bewegungen vermittelt oder bewirkt. Die kausalanalytische Fortsetzung dieser Versuche und Vergleiche wird uns wichtige kausale Erkenntnis bringen.

Es sei noch erwähnt, daß ich 1885 (Ges. Abhandl. 2. S. 190) in Froschgastrulae große, die Hälfte des Umfanges überschreitende Entspannungssell mitte gemacht habe, um zu erkennen, ob *weitgehende Spannungen* vorhanden sind. Da sich danach die Form der Teile nicht änderte, so bekundete sich, daß solche Spannungen fehlen. Diese Erfahrung kausal ergänzend, schnitt ich (gleichfalls 1885) die Medullarplatte des Hühnchens, welche bereits die Medullarfurche gebildet hatte, heraus, »explantierte« sie in halbprozentige Kochsalzlösung und bog sie in dieser mehrere Minuten rückwärts um. Es entstand eine künstliche Rautengrube, welche auch nach dem Aufhören der deformierenden Einwirkung noch eine Zeitlang sich erhielt. Dadurch wurde eine rasche innere Anpassung an passive Umgestaltung erwiesen (siehe Ges. Abhandl. 2. S. 1046, Deformation).

W. Roux.

Literatur.

1. *Blochmann, F.*: Über die Entwicklung der *Neritina fluviatilis* Müll. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36, S. 125—174. 1881. — 2. *Hertwig, R.*: Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl. Bd. 23, S. 49—62, 108—119. 1903. — 3. *Keller, C.*: Studien über Organisation und Entwicklung der Chalcidaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33, S. 317—349. 1879. — 4. *Korschelt u. Heider*: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. 3. Lief. 1909. — 5. *Ludwig, H.*: Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa* Forbes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37, S. 1—98. 1882. — 6. *Robert, A.*: Recherches sur le développement des Troques. Arch. de zool. exp. et gén. 3. sér., T. 10, p. 269—544. 1902. — 7. *Roux, W.*: Über die Bedeutung »geringer« Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 4, S. 1—74. 1897. — 8. *Ziegler, E. H.*: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902. — 9. Ders.: Experimentelle Studien über die Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 7, S. 34—64. 1898.

(Aus dem embryologischen Institute der Wiener Universität [Vorstand: *Alfred Fischel*] und aus der biologischen Anstalt in Lunz a. See, Niederösterreich.)

Zur Frage der Linsenregeneration bei den Teleosteen.

Von

Walther Alberti,

Assistent am Institute.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. Dezember 1922.)

Die Tatsache, daß man bei den *Urodelen* die Neubildung der Linse aus dem Irisepithel künstlich hervorrufen kann, legt die Frage nahe, ob dies auch bei den *Teleosteen* möglich sei.

Schon 1896 hat *Paul Röthig* 30 junge *Forellen* untersucht, denen er die Linse exstirpiert hatte. Bei einer Forelle, welche gleich nach dem Ausschlüpfen aus der Eihülle operiert worden war und nach der Operation 31 Tage gelebt hatte, fand *Röthig* im operierten Auge eine Linse »gleich der des gesunden Auges, nur kleiner«. Es ist daher wahrscheinlich, sagt *Röthig*, daß auch *Teleosteer* eine herausgenommene Linse regenerieren können. — Da nur in diesem einen Falle eine »regenerierte« Linse vorhanden war, erscheint diese Schlußfolgerung nicht genügend begründet, zumal auch eine Regenerationszeit von nur 31 Tagen auffallend kurz wäre. Selbst Larven von *Salamandra maculosa*, welche bekanntermaßen eine viel größere Regenerationsfähigkeit besitzen wie die *Teleosteer*, sind nicht imstande, im Verlaufe nur eines Monats eine in bezug auf Größe und histologischen Bau vollwertige Linse neu zu bilden, wie aus der Arbeit von *Fischel* (1900) eindeutig hervorgeht. Es handelt sich in diesem Falle *Röthigs* wohl nicht um ein Regenerat, sondern um die alte, versehentlich im Auge belassene Linse, welche infolge der Schädigung, die sie durch die Operation erlitt, in ihrem Wachstum etwas zurückgeblieben war, so daß sie nur ungefähr zwei Drittel des Durchmessers der normalen Linse des anderen Auges hatte. — Im Jahre 1907 wiederholte *Grochmalicki* in Lemberg die Versuche *Röthigs* an Forellen in größerem Maßstabe. Er beschreibt mehrere Regenerate bei Tieren, welche 20 bis 187 Tage nach der Operation getötet und untersucht worden waren. Die Abbildungen dieser Regenerate sind jedoch sehr wenig überzeugend und es ist notwendig, etwas näher auf sie einzugehen, da wir bezüglich ihrer Deutung nicht mit dem Autor übereinstimmen können. Drei von ihnen (Abb. 1, 26 Tage; Abb. 2, 3 Tage und Abb. 4, 53 Tage nach der

Linsenentfernung) werden als »Anfangsstadien« der Linsenregeneration gedeutet. Es handelt sich in diesen drei Fällen um ganz geringe Gewebsveränderungen, welche eine Deutung als Frühstadien der Linsenneubildung nicht gestatten. Es ist auch unwahrscheinlich, daß diese minimalen Reaktionen in der Folge zu einer größeren Zellproliferation oder gar zu einer regelrechten Linsenneubildung hätten führen können, da man sich nicht vorstellen kann, daß aus derartigen soliden und unregelmäßig geformten Wucherungen ein so regelmäßig gebautes Gebilde, wie es die Linse ist, entstehen könnte. Es handelt sich hier offenbar um eine Reaktion des durch die Operation gereizten Gewebes, um eine einfache Zellwucherung, wie sie nach solchen Verletzungen regelmäßig entstehen. Wenn nun *Grochmalicki* daneben eine vakuolisierte Linse (Abb. 5) von annähernd normaler Größe abbildet, welche sich nebst einer ihr anliegenden Zellmasse in 63 Tagen neu gebildet und vakuolisiert haben, also in der gleichen Zeitspanne entstanden sein soll, wie die eben erwähnten »Anfangsstadien« der Regeneration, so muß diese Annahme — auch bei Anerkennung hochgradiger individueller Verschiedenheiten der Versuchstiere — bezweifelt werden. Die vakuolisierte Linse ist wohl kaum ein Regenerat, sondern die normale, bei der Operation aber verletzte und daher vakuolisierte Linse. Da die Tiere in ganz jungen Stadien operiert wurden, ist es auch begreiflich, daß sich in dieser Linse noch nicht voll ausdifferenzierte Zellen vorfanden. Die »doppelte Linsenanlage, entfernt vom Pupillarrand« (Abb. 3), von der *Grochmalicki* selbst glaubt, daß sie sich infolge einer Verletzung der Iris an dieser Stelle gebildet hat, ist wohl nur eine als Folge des Wundreizes aufzufassende unregelmäßige Wucherung. Eine vollkommen normale, in der Pupillaröffnung gelagerte Linse, fand *Grochmalicki* in drei Fällen vor und zwar 70, 106 und 187 Tage nach der Linsenentfernung. Die Beschreibung dieser drei Linsen deckt sich vollkommen mit der, welche *Röthig* von seinem angeblichen Regenerat gibt. Die Frage, ob es sich nicht vielleicht auch hier um normale, im Auge belassene Linsen handelt, ist nicht ohne weiteres zu beantworten. Es ist einmal kaum wahrscheinlich, daß sich bei *Teleosteen* im Verlaufe von nur 70 Tagen eine vollkommen ausgebildete Linse regenerieren kann; gegen die Annahme daß hier eine Linsenneubildung vorliegt, spricht jedoch ganz besonders die Tatsache, daß *Grochmalicki* in keinem einzigen Falle ein Regenerat fand, welches mit dem Irisrand noch im Zusammenhang stand und das als ein Linsenbläschen bezeichnet werden müßte. Bei der großen Anzahl von Tieren, welche *Grochmalicki* untersuchte — wir erfahren, daß 500 zur Operation kamen — wären wohl zweifellos auch die Mittelstadien zwischen den ersten Anfängen der Linsenneubildung und den vollkommen ausgebildeten Linsen zur Untersuchung gelangt, wenn es überhaupt zur Neubildung der Linse aus der Iris gekommen wäre.

Die Mitteilungen von Röhlig und Grochmalicki sind die einzigen, welche über die Linsenregeneration bei *Teleosteen* vorliegen. Da nun durch sie kein eindeutiger Beweis dafür erbracht wird, daß diese Neubildung tatsächlich bei *Teleosteen* vorkommt, erschien es Herrn Professor Fischel wichtig, neuerliche Versuche zur Klärung dieser Frage, welche für die Frage der Regeneration überhaupt von prinzipieller Bedeutung ist, anzustellen.

Für diese Versuche wurden von Professor Fischel bei einem Aufenthalte an der biologischen Anstalt in Lanz teils Embryonen von *Salmo fario*, teils ältere Entwicklungsstadien, und auch voll entwickelte Exemplare von *Phoxinus laevis* herangezogen. Sowohl bei den Forellen als auch bei den Pfrillen kamen drei Versuchsverfahren zur Anwendung. Das erste glich jenem, welches Professor Fischel schon bei seinen Versuchen über Linsenregeneration bei den Urodelen (1900, S. 14) verwendet hatte: Im oberen Abschnitte des Hornhautrandes wurde ein kleiner Einschnitt gemacht und hierauf die Linse durch diese Wunde herausgepreßt. Auf diese Weise läßt sich die Linse leicht entfernen, ohne daß dabei die Iris oder die Retina zerrissen werden. Da ein Teil der Regenerate, welche Grochmalicki beschreibt, augenscheinlich auf unbeabsichtigte hochgradige Verletzungen der Retina zurückzuführen ist, wurde bei der zweiten Versuchsreihe absichtlich auch die Retina verletzt, um die im Gefolge einer solchen Verletzung vermutlich entstehenden Gebilde (Lentoide o. dgl.) zu untersuchen. Beim dritten Versuchsverfahren wurde außer der Linse auch ein Teil der Chorioidea und der Retina entfernt, um zu prüfen, ob sich bei den *Teleosteen* ebenso wie bei den *Urodelen* auch die Retina (*H. Wachs*) oder sogar das fast gänzlich entfernte Auge (*Colucci*) zu regenerieren vermag.

Im Herbste 1921 wurden mir die teils in Zenkerscher, teils in Kolmer-scher Flüssigkeit fixierten Tiere zur Untersuchung übergeben. — Die nach Zenker fixierten Objekte wurden in 3% Salpetersäure entkalkt und dann mit den anderen in Paraffin eingebettet und in lückenlose Serien von 10—15 μ Schnittstärke zerlegt. Für Stückfärbung wurde Cochenille-Alaun, für Schnittfärbung Hämatoxylin (*Ehrlich*)-Eosin verwendet.

Versuchsergebnisse.

Die im folgenden beschriebenen morphologischen Veränderungen beziehen sich lediglich auf die Versuche bei *Salmo fario*. Die Reaktionen, welche bei *Phoxinus laevis* auftraten, sind ganz unbedeutende. Die betreffenden Schnittreihen zeigen durchwegs, daß bei den Pfrillen die Wunden, welche durch die Operation gesetzt worden waren, glatt verheilten und daß weder an der Wundstelle noch sonst irgendwo eine Neubildung von Zellen über das für die Wundheilung normale Maß

ninaus stattgefunden hätte. Wir sind daher zu der Schlußfolgerung berechtigt, daß bei diesen zur Untersuchung herangezogenen zwar kleinen (3—6 cm), aber bereits vollentwickelten *Teleosteen* eine *Neubildung der Linse nicht statthat*. Es bleibt aber noch fraglich, ob nicht vielleicht in jüngeren Entwicklungsstadien eine *Neubildung der Linse bei Pfrillen stattfinden kann*.

Von *Salmo fario* wurden nun Exemplare verwendet, die zwar im wesentlichen auch fertige Tiere darstellten, die aber im Vergleiche mit den erwachsenen Tieren noch sehr klein waren (2 bis 4 cm), daher noch als Embryonen zu bezeichnen sind. Von diesen Versuchstieren weisen die der ersten Versuchsreihe, bei welcher die Linsen unter möglichster Schonung des übrigen Auges entfernt wurden, die geringsten Reaktionen auf. Diese Reaktionen sind lediglich Zellwucherungen der Pars ciliaris retinae im oberen Abschnitt des Auges, also entsprechend jener Stelle, an welcher die Hornhautwunde gesetzt worden war. Solche Wucherungen erwähnt auch Röhlig als »gelegentlichen Befund«. Die Abb. 1 stellt eine solche Wucherung dar, welche von einem 22 Tage nach der Operation fixierten Tiere stammt. Die neugebildeten Zellen an der Übergangsstelle der Pars optica in die Pars caeca retinae unterscheiden sich deutlich von denen der normalen Retina und Iris durch ihre größeren und lichter gefärbten Zellkerne, welche die Wucherung schon bei geringer Vergrößerung als heller gefärbte Zellmasse (W) erscheinen lassen. Diese Wucherung betrifft den unmittelbar auf die Pars optica iriswärts folgenden Abschnitt der Retina. Der sich daran anschließende Anfangsteil der Pars iridica retinae wurde infolge



Abb. 1. 22 Tage nach der Linsenentfernung. Präparat I, 2242, Vergrößerung 170 \times . R Pars optica retinae, Ci Corpus vitreum, St. ir., Stroma iridis, Jo oberer Irisrand, Bl rote Blutkörperchen.

des Zuges, den diese Wucherung auf ihn ausübte, in der Richtung gegen die Pupille hin umgelegt, und gleichzeitig an das Epithel des Ziliarrandes der Iris angedrängt, so daß sich an dieser Stelle der hinteren Irisfläche, wie man aus der Abbildung ersieht, eine Epithelfalte vorfindet, deren beide Lamellen dicht aneinanderliegen. Eine Depigmentierung der Zellen des Pupillarrandes — besonders in seinem oberen Anteile — wie sie bei den *Urodelen* als Einleitung zur Linsenneubildung regelmäßig auftritt, ist in diesem Falle angedeutet, in den meisten anderen Fällen jedoch überhaupt nicht zu bemerken. Auch das Stroma iridis unterscheidet sich nicht von dem eines normalen Auges, es läßt daher auch nicht jene, die Pupille verschließende Membran entstehen, welche sich bei *Rana temporaria* nach der Entfernung der Linse aus dem Auge bildet (Alberti, Woerdemann). Abhebungen der beiden Irislamellen kamen nur selten zur Beobachtung und ließen sich dann unschwer lediglich als Folgen der Fixierung erkennen, wie sie sich denn auch in gleicher Weise bei der Fixierung normaler Augen öfters vorfinden.

Irgendein Versuch zur Bildung einer neuen Linse — zumindest nicht nach Art der Linsenbildung bei den *Urodelen* vom Pupillarrande aus — konnte in allen diesen zahlreichen Fällen nicht nachgewiesen werden.

Die Ergebnisse der zweiten Versuchsreihe sind im wesentlichen die gleichen, unterscheiden sich jedoch von denjenigen der ersten Reihe insofern, als die Wucherungen im Bereiche der Übergangsstelle zwischen Pars optica und pars ciliaris retinae der oberen Irishälfte oft viel stärker ausgebildet sind. Eine solche Wucherung ist in der Abb. 2 dargestellt. Wie man aus dieser Abbildung erschen kann, betrifft die Wucherung in diesem Falle ein weites Gebiet, das sich von der Pars optica retinae bis gegen den Pupillarrand der Iris hin erstreckt. Durch die außerordentlich rege Zellvermehrung, die an dieser Stelle einsetzte, ist eine vielschichtige, unregelmäßig geformte Zellmasse entstanden, welche fast unvermittelt in eine einschichtige, weit gegen die Pupillarregion vorragende, gefaltete Lamelle (L) übergeht und durch diese Lamelle mit dem ebenfalls einschichtigen Epithel der hinteren Irisfläche in Zusammenhang steht.

Daß gerade an der Übergangsstelle der Pars optica in die Pars iridica retinae eine derart mächtige Zellwucherung entstand, wird uns klar, wenn wir zwei hier in Betracht kommende Momente erwägen: Einmal den Umstand, daß infolge der gesetzten Hornhautwunde gerade diese Stelle des Auges einem besonderen Reize ausgesetzt wurde und ferner den Umstand, daß sich gerade hier ein »Wachstumszentrum« des Auges befindet: Durch die Untersuchungen Schapers, Jokls und Fesslers ist bewiesen worden, daß die Neubildung von Zellen nach der Differenzierung der Retina in ihre Schichten in eben dieser Zone statt-

findet und daß sich die Zellen dieser Region im Gegensatz zu jenen der bereits differenzierten Schichten der Retina, noch lange durch eine hochgradige Teilungsfähigkeit auszeichnen. Diese Teilungsfähigkeit

wurde durch den gesetzten Wundreiz angeregt, führte aber entsprechend dem abnormen Reize auch zur Entstehung eines abnormen Gebildes. Aber selbst in dieser abnormen Wucherung wurde wenigstens der Versuch gemacht, Verhältnisse zu schaffen, wie sie annähernd den normalen entsprechen: Im oberen Abschnitte der Wucherung (bei W) ist eine

Sonderung der Zellmasse in Schichten wahrnehmbar, die, wenn auch unvollkommen, jener der Retina entspricht.

Diese Wucherungen bleiben im wesentlichen die gleichen, wenn man, wie dies bei der dritten Versuchsreihe geschah, außer der Linse auch noch Abschnitte der Retina und Chorioidea entfernt. Die Abb. 3 gibt einen Teil der oberen Hälfte eines derart behandelten Auges wieder, das 69 Tage nach der Operation fixiert wurde. Die Folgen des operativen Eingriffes im oberen Abschnitte des Auges sind deutlich erkennbar. Die Pars optica retinae setzt sich hier in eine mehrschichtige Zellmasse fort (Z), welche von zahlreichen, mit schwarzen Pigmentkörnchen dicht erfüllten Zellen durchsetzt ist. Das normalerweise einschichtige Epithel dieser Zone ist also durch die mit der Operation verbundenen Reize in Wucherung geraten und in eine mehrschichtige



Abb. 2. 94 Tage nach der Linsenentfernung.

Präparat II, 94^d2, VergröÙ. 110/1.

C Cornea, M. tr. Membrana triangularis (Scheide des Musculus retractor lentis).

einschichtige Epithel dieser Zone ist also durch die mit der Operation verbundenen Reize in Wucherung geraten und in eine mehrschichtige

tige Epithelmasse umgewandelt worden. — Auch die darüber gelegenen Zellen der Chorioidea sind stark vermehrt. — Gegen den Pupillarrand der Iris zu setzt sich diese Epithelmasse in ein aus hohen, regelmäßig aneinander gereihten Zellen bestehendes Gebilde (*W*) fort, welches nach aufwärts in die Pars iridica retinae übergeht. Dieses Gebilde erinnert in seiner Gestalt und in der Beschaffenheit seiner Zellen (zwischen welchen allerdings auch einige wenige pigmentierte eingesprengt

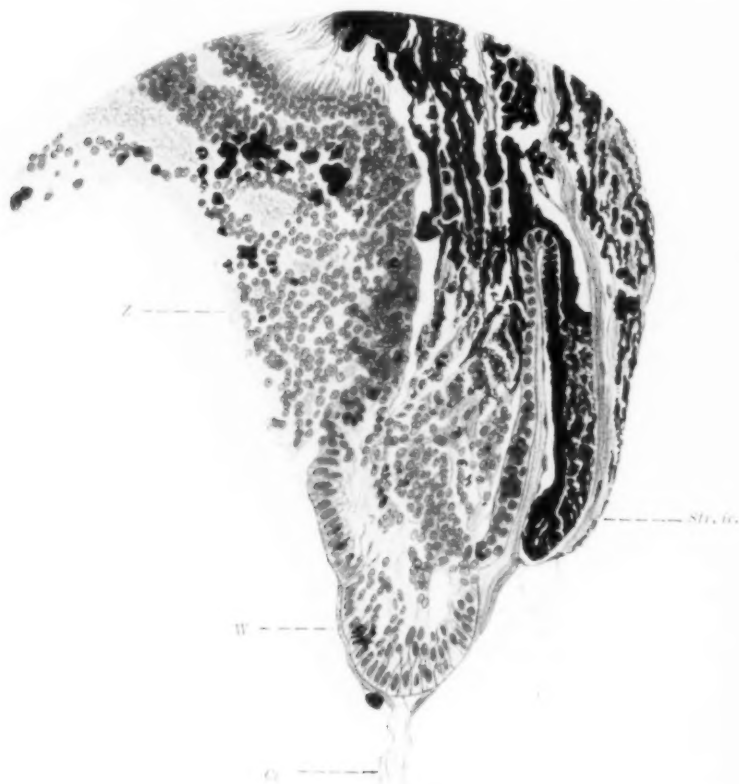


Abb. 3. 69 Tage nach der Linsenentfernung. Präparat III, 68^bb2, VergröÙ. 170/1.

sind) einigermaßen an Bildungen, welche bei der Linsen Neubildung von *Urodelen* beobachtet wurden.

Ein ähnliches Gebilde (*W*) zeigt, von einem anderen Falle, die Abb. 4. Der Pupillarrand der Iris besteht hier kornealwärts aus einer mit Melaninkörnchen durchsetzten Zellage (*M*), hinter welcher eine rundliche, mit einem Lumen versehene Epithelkugel gelegen ist. Darüber findet sich eine normale Pars iridica retinae vor. Die Weiterverfolgung der

Schnittreihe lehrt jedoch, daß diese anscheinend einer, allerdings unvollkommenen Linsenanlage gleichende Bildung nur den unteren Abschnitt einer Zellmasse darstellt, welche sich am Übergange der Pars optica in die Pars caeca retinae ausgebildet hat, also an jener Stelle, an welcher wir sie auch bei den übrigen Fällen nachweisen konnten. Eine Umgestaltung dieser Gebilde in Linsen läßt sich auch bei den ältesten untersuchten Tieren nicht nachweisen. Die Operation führt also zwar zu Zellwucherungen an typischen Stellen, allein diese Zellwucherungen haben keine Tendenz zu Organbildung.

Zusammenfassend läßt sich also feststellen, daß eine Neubildung der Linse bei Teleostern — wenigstens bei den von uns untersuchten Formen und Entwicklungsstadien — nicht statthat.

Dagegen besteht eine gewisse Übereinstimmung zwischen den bei Teleostern nach der Linsenentfernung auftretenden Zellwucherungen mit denen, welche wir bei *Rana temporaria* feststellen konnten.

Allerdings erfolgt diese Wucherung bei *Rana* viel regelmäßiger, so daß die auf diese Weise entstehenden Epithelmassen einigermaßen der Pars optica retinae gleichen.

Ob nun den Teleostern die Fähigkeit zur Bildung einer neuen Linse überhaupt fehlt, ist damit noch nicht sichergestellt; denn es ist immerhin möglich, daß noch jüngere Stadien als die bei unseren Versuchen verwendeten ein positives Resultat ergeben. Für solche neuerlich anzustellende Versuche müßten ganz junge Keime verwendet werden, welche die Eihüllen noch nicht verlassen haben. Es ist übrigens auch

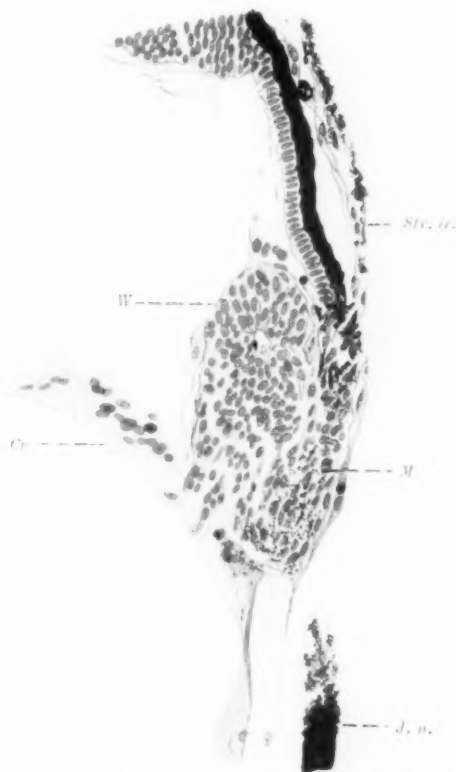


Abb. 4. 25 Tage nach der Linsenentfernung. Präparat II, 25a1. Vergröß. 170:1. J. n., unterer Irisrand.

möglich, daß sich die *verschiedenen Arten* der *Teleostei* in dieser Hinsicht verschieden verhalten. Weisen doch auch verschiedene Arten von Anuren in bezug auf die Linsenneubildung ein verschiedenes Verhalten auf, was daraus hervorgeht, daß *H. Wachs* bei *Pelobates* Linsen-neubildung nachweisen konnte, während ich und *Woerdemann* bei *Rana temporaria* sie vermißten.

Auch wenn es sich bei entsprechenden Versuchen zeigen sollte, daß Teleosteerembryonen noch die Fähigkeit zur Linsenneubildung aus der Iris besitzen, kann dennoch schon jetzt der Satz aufgestellt werden, daß die *Fähigkeit zur Linsenregeneration* — und wahrscheinlich die *Regenerationsfähigkeit überhaupt* — bei den *Teleostei* eine geringere als bei den *Urodelen* ist, obwohl diese im zoologischen System höher stehen und obwohl die Regenerationsfähigkeit im allgemeinen um so höher ist, je tiefer die betreffende Tierart im zoologischen System steht.

Literaturverzeichnis.

1. *Alberti, W.*: Zur Frage der Linsenregeneration bei den Anuren. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 1922. 50. — 2. *Colucci, V. S.*: Sulla rigenerazione parziale dell'occhio nei Tritoni. Mem. dell'accad. d. scienze dell'Ist. di Bologna. V. T. 1891. 1. — 3. *Feffler, F.*: Zur Entwicklungsmechanik des Auges. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 1920. 46. — 4. *Fischel, A.*: Über die Regeneration der Linse. Anat. Hefte. H. 44. 1900. — 5. *Grochmalicki, J.*: Über die Linsenregeneration bei den Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1908. 89. — 6. *Jokl, A.*: Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierauges. Anat. Anz. 1918. 51. — 7. Ders.: Zur Entwicklung des Anuren Auges. Ibid. 1920. 59. — 8. *Röthig, P.*: Inauguraldissertation. Berlin 1891. — 9. *Schaper, A.*, u. *Cohen, C.*: Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. II. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 1905. 19. — 10. *Wachs, H.*: Restitution des Auges nach Exstirpation von Retina und Linse bei Tritonen. II. Teil. Ibid. 1920. 44. — 11. Ders.: Über Augenoperationen bei Amphibienlarven. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1920. — 12. *Woerdemann, M. W.*: Über Linsenexstirpation bei Grasfroschlarven. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 1922. 51.

Der Einfluß von kleinen Quantitäten Nebennierenrinde des Rindes auf das Wachstum der Süßwasserschnecke *Limnaea*.

Von

Dr. M. A. van Herwerden.

(Aus dem embryologisch-histologischen Laboratorium der Universität Utrecht.)

Mit Tafel I, 3 Textabbildungen und 13 Kurven.

(Eingegangen am 11. Januar 1923.)

Wie ich in einer früheren Arbeit beschrieben habe¹⁾, übt der einmalige Zusatz von kleinen Quantitäten getrockneter Nebennierenrinde (1 mg und weniger) einen stark befördernden Einfluß auf das Wachstum und den Eintritt der Geschlechtsreife von der Crustacee *Daphnia pulex* aus. In einer großen Reihe von Versuchen trat diese günstige Wirkung anderen angewandten organischen Substanzen gegenüber hervor.

Es wurde damals versucht durch Trennung von Lipoiden und lipoidfreier Substanz, durch Erhitzen der trockenen oder der mit Wasser versetzten Rinde usw. herauszufinden, in welcher Fraktion sich der wirksame Bestandteil befindet.

Hierbei ergab sich, daß durch Extraktion der Nebennierenrinde während 3 Stunden im Autoklav bei einer Temperatur von 110—120° die Wirksamkeit nicht verloren geht. Auch wird eine Erhitzung der getrockneten Substanz während 4 Stunden im heißen Luftstrom von 110—130° vertragen. Der eingedampfte Alkoholätherextrakt der Nebennierenrinde ist viel weniger wirksam als die lipoidfreie Fraktion. Dem Nebennierenmark gegenüber befindet die Rinde sich immer im Vorteil.

Neben dem direkten, schon bei sehr jungen Tieren bemerkbaren Einfluß auf das Wachstum und später auch auf den Eintritt der Geschlechtsreife, ergab sich in längerdauernden Versuchen eine erhöhte Resistenz gegen schädliche Umstände, z. B. dem Wachstum mehrzelliger Fadenalgen und der Pilzinfektion gegenüber.

Weil immer mit Geschwistern derselben Brut gearbeitet wurde, war das Versuchsmaterial für ähnliche Versuche sehr geeignet, besonders geeignet sogar, weil es sich bei meinen seit 1910 im Laboratorium parthenogenetisch vermehrenden Daphnien um ein genotypisch identisches Material handeln muß.

¹⁾ Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 98, S. 221, 1923. — Biol. Zentralbl. Bd. 42, S. 109, 1922. — Verslag. d. Kon. akad. v. wetensch. Deel 29, No. 9, S. 1196, 1921.

Seit dem Frühjahr 1921 habe ich die Versuche auf andere Tiere ausgedehnt. Mit Absicht wurde ein Material gewählt, welches für vergleichende Versuche gut zu verwalten war, nämlich der gelatinöse Eiabsatz der Süßwasserschnecke *Lymnaea ovata* oder *stagnalis*, den man im Frühjahr an Wasserpflanzen findet. Dieser viele Eier enthaltende Strang, welcher einem einzelnen Weibchen entstammt, läßt sich leicht in zwei oder mehrere Teile schneiden. Nach der Verteilung wurde jedes Fragment in ein separates Glas mit einer bestimmten Quantität filtrierten Grubenwassers gebracht, welchem eine übereinstimmende Menge Grünalgen zugesetzt wurde. Für übereinstimmende Temperatur, Beleuchtung, Algengehalt usw. wurde während der Versuchsdauer gesorgt. Als Behandlungsmaterial ist dieselbe Substanz wie für die Daphnienversuche gebraucht. Für die Bereitungsweise derselben verweise ich auf meinen Artikel in diesem Archiv, Bd. 98, S. 222.

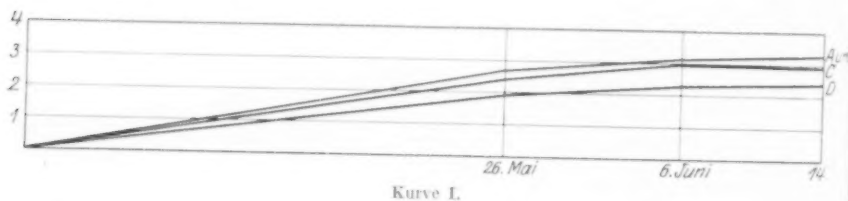
Die Schneckenversuche beziehen sich bloß auf das Längenwachstum, welches mit dem Ocularmikrometer gemessen wird (Ocular 1, Objekt 1, Leitz). Während bei den Daphnien bloß 1 mgr oder weniger, meistens in einmaligem Zusatz, gegeben wurde, habe ich den Schnecken dieselbe oder etwas größere Quantitäten zwei- oder dreimal wöchentlich dem Kulturwasser zugesetzt. Die Menge Grubenwasser, in welchem die Tiere kultiviert wurden, wechselte von 30–100 cm³, war jedoch für die Gläser jeder Versuchsreihe eine gleich große.

Ich lasse hier die Beschreibung der verschiedenen Versuche folgen. Einige derselben sind im Frühjahr 1921, andere 1922 gemacht. Im letzten Jahr sind zahlreichere Messungen ausgeführt als bei den ersten Versuchen. Im allgemeinen sind die Resultate in den beiden Jahren übereinstimmend gewesen.

Versuch I (Kurve I). Abb. 1, Taf. I.

29. April 1922.

Eierabsatz in vier gleich große Teile geschnitten und über vier Gläser in Grubenwasser mit Algen verteilt. Embryonen beim Anfang des Versuchs in Entwicklung begriffen.



Kurve I.

- A. Zusatz von 1 mg Nebennierenrinde eines 3 Monate schwangeren Rindes, zwei- oder dreimal in der Woche wiederholt.
- B. Zusatz von 1 mg Nebennierenrinde eines 5 Monate schwangeren Rindes, wiederholt wie oben.

C. Zusatz von 1 mg Nebennierenrinde eines nicht schwangeren Rindes, wiederholt wie oben.

D. Kontrolle ohne Zusatz¹⁾.

8. Mai. In allen Gläsern junge Schnecken aus der Hülle geschlüpft. In A und B die größten Exemplare.

26. Mai. Ocularmikrometermessungen (im ganzen seit dem Anfang des Versuchs 9 mg Substanz zugesetzt).

A. Anzahl Exemplare: 22.

Länge: 24 24 24 24 24 26 26 26 26 26 26 26 28 28 30 30 30 30 32 32 32.

Mittlerer Wert: $\frac{604}{22} = 27,5$. $\sigma = \pm 2,01^2$.

B. Anzahl Exemplare: 23.

Länge: 24 25 25 25 25 26 26 26 26 26 26 28 28 28 28 28 28 30 30 30 32 32 34.

Mittlerer Wert: $\frac{636}{23} = 28$. $\sigma = \pm 2,61$.

C. Anzahl Exemplare: 15.

Länge: 20 21 22 22 22 22 22 22 22 27 28 28 28 28 28.

Mittlerer Wert: $\frac{362}{15} = 24$. $\sigma = \pm 3,07$.

D. Anzahl Exemplare: 10.

Länge: 16 16 16 18 18 20 20 20 21 22.

Mittlerer Wert: $\frac{187}{10} = 19$. $\sigma = \pm 2,12$.

6. Juni. Ocularmikrometermessungen (im ganzen seit dem Anfang des Versuchs 13 mg Substanz zugesetzt).

A. Anzahl der Exemplare: 20.

Länge: 26 28 28 28 28 30 30 30 30 30 30 31 34 34 34 35 35 36 36.

Mittlerer Wert: $\frac{623}{20} = 31$. $\sigma = \pm 2,98$.

B. Anzahl der Exemplare: 21.

Länge: 24 26 27 28 30 30 30 30 31 32 32 32 32 32 32 34 34 35 35 37.

Mittlerer Wert: $\frac{653}{21} = 31$. $\sigma = \pm 3,05$.

C. Anzahl der Exemplare: 13³⁾.

Länge: 26 26 27 29 30 30 30 30 30 32 34 35.

Mittlerer Wert: $\frac{389}{13} = 30$. $\sigma = \pm 2,59$.

D. Anzahl der Exemplare: 8.

Länge: 16 18 20 25 25 25 28 28.

Mittlerer Wert: $\frac{185}{8} = 23$. $\sigma = \pm 4,24$.

¹⁾ Man vergesse nicht, daß wie gesagt allen Kulturen Algen zugesetzt sind.

²⁾ σ bedeutet (in Ocularmikrometerstrichen ausgedrückt) die Standardabweichung $= \pm \sqrt{\frac{\sum p D^2}{n}}$, wobei D die Abweichung vom Mittelwert, p die Zahl der Individuen, die die betreffende Abweichung zeigen, \sum die Summe aller Quadrateabweichungen und n die Gesamtzahl der Individuen angibt.

³⁾ Am 2. Juni sind vier Exemplare für einen anderen Versuch entfernt (Versuch 5).

14. Juni. Ocularmikrometermessungen (seit dem Anfang des Versuchs im ganzen 14 mg Substanz zugesetzt. Letzter Zusatz am 6. Juni).

A. Anzahl Exemplare: 20.

Länge: 26 26 28 28 29 29 29 31 31 32 32 32 32 32 33 34 36 38 38 40.

Mittlerer Wert: $\frac{636}{20} = 32$. $\sigma = \pm 3,81$.

B. Anzahl Exemplare: 20.

Länge: 26 26 26 29 29 30 30 30 32 32 32 32 32 33 35 35 35 35 38 40.

Mittlerer Wert: $\frac{637}{20} = 32$. $\sigma = \pm 3,70$.

C. Anzahl Exemplare: 13.

Länge: 25 25 26 28 28 28 30 30 30 30 32 35 35.

Mittlerer Wert: $\frac{382}{13} = 29$. $\sigma = \pm 3,15$.

D. Anzahl Exemplare: 6.

Länge: 20 21 25 25 26 29.

Mittlerer Wert: $\frac{146}{6} = 24$. $\sigma = \pm 3,05$.

Resultat: Bei jeder Zählung ergab sich, daß in Kultur A und B (Rinde der schwangeren Tiere) das Wachstum günstiger ist als in C (Rinde des nicht schwangeren Tieres); und viel günstiger als in der Kontrollkultur D. Auch was die Lebensfähigkeit betrifft, verhalten A und B sich am günstigsten. Zwischen diesen beiden letzteren Kulturen war kein Unterschied zu beobachten. Schon als im ganzen bloß 4 mgr zugesetzt war, war der Unterschied zwischen den Schnecken in Kultur B, C und D bemerkbar, wie für die beiden ersteren aus Taf. I, Abb. 1 zu sehen ist. Auffallend ist der Unterschied in der Anzahl Schnecken in den verschiedenen Kulturgläsern. A und B haben weit- aus die größte Zahl, die Kontrollkultur D die kleinste Zahl¹⁾.

Versuch 2 (Kurve II).

20. Juni 1922.

Vier junge Schnecken (Geschwister) aus Kultur C des vorigen Versuchs, welcher seit 6. Juni keine neue Substanz zugesetzt war, werden über zwei Gläser verteilt.

A. 1 mg getrocknete Nebennierenrinde während 4 Stunden im Luftstrom bei einer Temperatur von 110—120° erhitzt.

B. Kontrolle.

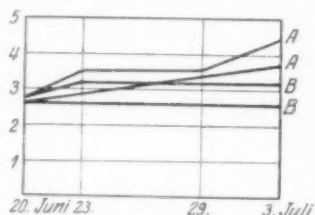
¹⁾ Mit solchen Zahlenunterschieden darf man bloß Rechnung halten, wenn sie, wie in diesem Fall, sehr stark voneinander abweichen; denn erstens befindet sich nach der Verteilung des Eistranges in gleich großen Teilen nur annähernd eine selbe Zahl Embryonen in jedem Kulturglas beim Anfang des Versuchs; und zweitens ist es nicht ausgeschlossen, daß bei der späteren Zählung hier und da mal ein einzelnes Tier zwischen dem Algenkonvolut versteckt, nicht mitgezählt wurde. Und zuletzt sind zur Fixation bisweilen einige Tiere entfernt; dies jedoch bloß einige Exemplare, höchstensfalls in ähnlichen Zahlen aus jedem Kulturglas eines Versuchs.

Länge in Ocularmikrometerstrichen.

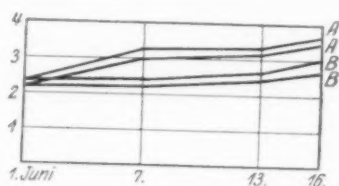
| Datum | A | | B | |
|----------|----|----|----|----|
| 20. Juni | 26 | 28 | 26 | 28 |
| 23. » | 29 | 35 | 26 | 32 |
| 29. » | 34 | 35 | 25 | 32 |
| 3. Juli | 37 | 43 | 25 | 32 |

Heute A wieder 1 mg.

Resultat: Schon nach 3 Tagen ist der Einfluß von 1 mgr der erhitzten Nebennierenrinde bemerkbar. Die Wirksamkeit geht also bei der obigen Behandlung des Präparates nicht verloren.



Kurve II.



Kurve III.

Versuch 3 (Kurve III). Abb. 2, Taf. I.

1. Juni 1922.

Vier Schnecken aus demselben Eiabsatz über zwei Gläser verteilt.

- A. 3 mg getrocknete Nebennierenrinde, während 4 Stunden im heißen Luftstrom bei einer Temperatur von 110–130° erhitzt.
B. Kontrolle.

Länge in Ocularmikrometerstrichen.

| Datum | A | | B | |
|---------|----|----|----|----|
| 1. Juni | 22 | 24 | 22 | 24 |
| 7. » | 30 | 32 | 23 | 25 |
| 13. » | 31 | 33 | 25 | 27 |
| 16. » | 34 | 36 | 27 | 30 |

A wieder 3 mg
Taf. I, Abb. 2.

Das größte Exemplar aus A und das kleinste aus B werden jedes in ein neues Glas mit Grubenwasser übertragen und jetzt A¹ und B¹ genannt. A¹ bekommt keinen Zusatz, B¹ dagegen einen Zusatz von 3 mg der obengenannten Substanz. Eine übereinstimmende Quantität einzelliger Algen wird beiden Gläsern wie gewöhnlich zugesetzt.

| | A ¹ | B ¹ |
|----------|----------------|----------------|
| 16. Juni | 36 | 27 |
| 20. » | 36 | 33 |
| 23. » | 38 | 40 |
| 1. Juli | 44 | 47 |

Resultat: Ein einmaliger Zusatz von 3 mg der im heißen Luftstrom erhitzten Nebennierenrinde hat schon einen merkbaren Einfluß auf das Wachstum der jungen Schnecke. Sehr deutlich ist der Umkehr der Größenverhältnisse, sobald dem Kontrolltiere statt des Nebennierenrindetieres, dieselbe Substanz zugesetzt wird. Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist B¹ 20 Ocularmikrometerstriche gewachsen in derselben Zeit wie A¹ 8 Striche.

Versuch 4 (Kurve IV). Abb. 3—5, Taf. I.

29. April 1922.

Eiabsatz in vier Teile geschnitten und über vier Gläser verteilt.

A. 1 mg getrocknete Leber.

B. 1 mg getrocknete Nebennierenrinde.

C. 1 mg getrocknetes Nebennierenmark (eines 3 Monate schwangeren Tieres¹⁾). Der Zusatz wird in jeder Kultur zwei- oder dreimal wöchentlich wiederholt.

D. Kontrolle.

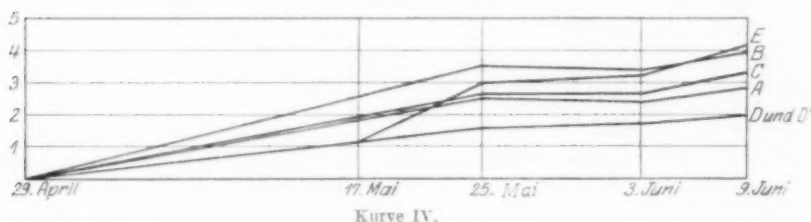
8. Mai. In allen Kulturen junge Schnecken aus den Hüllen hervorgetreten.

15. Mai. In D die kleinsten Exemplare, in A und B die größten.

17. Mai. Aus Kultur D ein Teil der Schnecken in ein Glas übertragen mit einmaligem Zusatz von 5 mg getrockneter, von Lipoid befreiter Nebennierenrinde (Kultur E).

24. Mai. Schon bedeutender Unterschied in Größe zwischen den Schnecken in Kultur D und E.

25. Mai. Messungen in Ocularmikrometerstrichen.



A. Anzahl Exemplare: 32.

Länge: 20 22 22 22 23 23 23 23 23 23 23 24 24 24 24 25 25 25 25 25 26
26 26 27 27 27 27 27 28 29 30 31 31.Mittlerer Wert: $\frac{808}{32} = 25. \quad \sigma = \pm 2,63.$

B. Anzahl Exemplare: 24.

Länge: 25 26 28 33 33 33 33 34 34 34 34 34 34 37 37 38 38 38 40 40 40
40 42 42 44.Mittlerer Wert: $\frac{858}{24} = 36. \quad \sigma = \pm 4,32.$

C Anzahl Exemplare: 23.

Länge: 18 20 20 22 24 24 25 26 26 26 26 26 27 27 27 27 28 28 28 30
32 32 33.Mittlerer Wert: $\frac{602}{23} = 26. \quad \sigma = \pm 3,69.$

D. Anzahl Exemplare: 26.

Länge: 12 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 16 17 17 17 17 17 17 18
18 18 18 18 20 20.

¹⁾ Wie ich schon in früheren Publikationen auseinandergesetzt habe, ist es viel schwieriger, das Mark frei von Rinde zu präparieren, als die Rinde frei von Mark. Bei schwangeren Tieren ist sowohl das Mark als die Rinde hypertrophisch, und es gelingt hier besser, das Mark zu präparieren als an nicht schwangeren Tieren.

Mittlerer Wert: $\frac{423}{26} = 16$. $\sigma = \pm 1,67$.

E. Anzahl Exemplare: 4.

Länge: 26 30 32 33.

Mittlerer Wert: $\frac{121}{4} = 30$. $\sigma = \pm 2,68$.

3. Juni. Messungen in Ocularmikrometerstrichen. Seit 29. April 14 mg. Substanz zugesetzt).

A. Anzahl Exemplare: 29.

Länge: 20 20 20 20 22 22 23 23 23 23 23 23 23 23 23 23 24 24
25 25 28 28 28 28 30 31 32.

Mittlerer Wert: $\frac{703}{29} = 24$. $\sigma = \pm 3,24$.

B. Anzahl Exemplare: 18.

Länge: 28 28 28 33 34 34 35 35 35 35 38 38 38 39 40 40 40.

Mittlerer Wert: $\frac{632}{18} = 35$. $\sigma = \pm 3,87$.

C. Anzahl Exemplare: 17.

Länge: 22 24 24 24 25 26 26 28 28 29 30 30 30 30 32 32 36.

Mittlerer Wert: $\frac{476}{17} = 28$. $\sigma = \pm 3,54$.

D¹. Anzahl Exemplare: 5.

Länge: 18 18 18 18 18.

Mittlerer Wert: = 18.

D¹ ist eine Kultur von einigen Exemplaren aus D, welche 25. Mai in unfiltriertes Grubenwasser ohne Zusatz übertragen sind.

E. Anzahl Exemplare: 4.

Länge: 30 30 35 36.

Kultur D ist durch ein Versehen 3. Juni nicht gezählt.

Mittlerer Wert: $\frac{131}{4} = 33$. $\sigma = \pm 2,77$.

9. Juni. Messungen in Ocularmikrometerstrichen (seit 29. April 16 mg Substanz zugesetzt).

A. Anzahl Exemplare: 14.

Länge: 24 25 26 26 27 28 28 30 30 31 31 32 34 35.

Mittlerer Wert: $\frac{407}{14} = 29$. $\sigma = \pm 3,30$.

B. Anzahl Exemplare: 17.

Länge: 30 33 36 38 38 40 40 40 40 42 42 42 43 45 45 45 46.

Mittlerer Wert: $\frac{685}{17} = 40$. $\sigma = \pm 4,24$.

C. Anzahl Exemplare: 18¹⁾.

Länge: 28 28 28 29 30 30 31 32 32 32 32 33 34 34 34 34 38 42.

Mittlerer Wert: $\frac{581}{18} = 32$. $\sigma = \pm 3,46$.

D. Anzahl Exemplare: 19.

Länge: 16 16 18 18 18 20 20 20 20 20 21 21 21 22 22 22 23 26 26.

Mittlerer Wert: $\frac{390}{19} = 20$.

¹⁾ Diese Anzahl beträgt ein Exemplar mehr als am 3. Juni in Kultur C gezählt wurde; vermutlich sind damals bei der Zählung sogar zwei Exemplare übersehen worden, denn am 3. Juni ist eine Schnecke aus Kultur C in Formol fixiert.

D¹. Anzahl Exemplare: 3.

Länge: 20 20 20.

Mittlerer Wert: = 20. $\sigma = 0$.

E. Anzahl Exemplare: 3.

Länge: 38 40 45.

Mittlerer Wert: $\frac{123}{3} = 41$. $\sigma = \pm 2,93$.

Die Kulturen sind weiter sich selbst überlassen. Am 10. Juli wurden aus Kultur D, C und B einige Exemplare in neues Kulturwasser mit Algen gebracht und B einige mg getrocknete Nebennierenrinde, C einige mg Nebennierenmark zugesetzt, während D keinen Zusatz erhielt. Am 4. September war in jedem Glas noch ein Exemplar am Leben. In allen drei Gläsern befand sich eine reichliche Menge Algen mit Darmdetritus gemischt am Boden. Die Farbe war jedoch in B und C heller grün als in D; besonders in B war dies sehr auffallend. Seit 4. September sind deswegen wöchentlich Algen aus B in D übertragen, damit der Schnecke D ebensolche intensiv grün gefärbte Algen zur Verfügung standen als der Schnecke B.

Ocularmikrometermessungen.

| | D | C | B |
|--------------|----|-----|-----|
| 4. September | 68 | 89 | 100 |
| 26. „ | 72 | 105 | 115 |

Die Breite und die Höhe waren auch an diesen Data in B bedeutend größer als in C; noch viel bedeutender war der Unterschied mit D.

Die Pigmentation der Schale war in B schwärzer als in C, und in diesen beiden viel ausgedehnter als in D.

Seit Anfang November ist die Schnecke B nicht gewachsen. Vermutlich hat sie gelitten durch den Aufenthalt außer des Wassers während einer am 18. Oktober vorgenommenen Zeichnung. An diesem Datum war das Verhältnis in Längedimensionen wie 90 (D) : 140 (C) : 150 (B). Die größte Breite verhielt sich wie 30 : 37 : 47. Als am 23. November die Tiere behufs der feineren Zeichnung der Schale getötet wurden, hatte C, welche bisher B gegenüber immer im Wachstum zurückgeblieben war, sogar eine größere Abmessung erreicht als diese letztere.

Der schon während des Lebens seit Anfang September bei jeder Untersuchung konstatierte Unterschied in der Pigmentverteilung der Schale, tritt bei der am 23. November gemachten Zeichnung sehr deutlich hervor. Hierbei ergibt sich, daß die vier separaten Pigmentfelder, welche man in D findet, ebenfalls in B und C vorkommen, jedoch in den beiden letzteren eine viel größere Ausdehnung haben, wobei die intensive Schwärzung der Felder in B der blasseren Färbung derjenigen von C gegenüber auffällt (Textabb. 1). Auch an den schon im Sommer getöteten Tieren war öfters ein ähnlicher Unterschied zu beobachten. Ich habe die Absicht, nächsten Frühling diese Pigmentunterschiede in mehr systematischer Weise zu untersuchen als ich bis jetzt getan habe.

Resultat: Aus diesem Versuch ergibt sich, daß die getrocknete Nebennierenrinde weit günstiger auf das Wachstum der jungen Schnecke

ken wirkt als die getrocknete *Leber* und das getrocknete Nebennierenmark (Zusatz in ähnlicher Quantität). Das Nebennierenmark gibt in diesem Versuch bei jeder Zählung etwas günstigere Zahlen als die Leber¹⁾. Viel langsamer geht das Wachstum der bloß mit Algenzusatz gehaltenen Kultur (*D* und später auch *D*¹). Sobald aber aus dieser Kontrollkultur *D* ein Teil der Schnecken einen einmaligen Zusatz von 5 mg lipoidfreier getrockneter Nebennierenrinde erhalten (*E*), wird sofort der Unterschied bemerkbar. Schon am 25. Mai, 8 Tage nach dem Zusatz von 5 mg, verhält sich die mittlere Länge als 30 : 16, am 3. Juni als 33 : 18, am 9. Juni als 41 : 20. Daß nicht die kleinere Anzahl Tiere

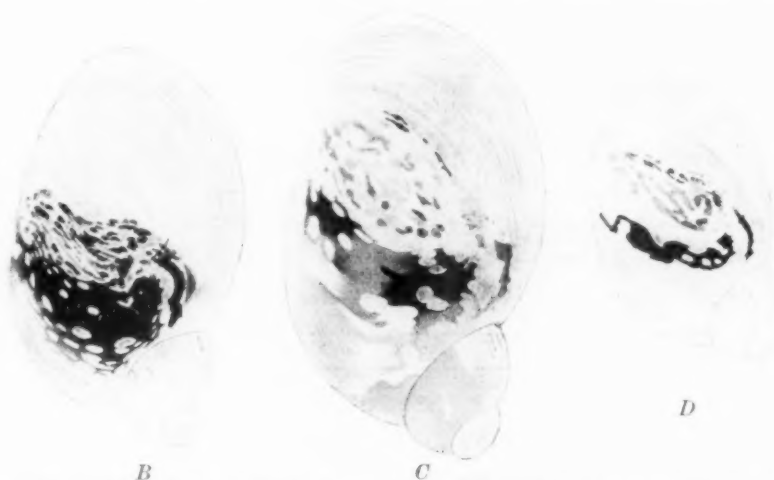


Abb. 1. Pigmentzeichnung der Schalen. *D* Kontrolle. *C* Nebennierenmark. *B* Nebennierenrinde. Für die Erklärung wird auf den Text verwiesen. Was die größere Dimension von *C* in dieser Abbildung betrifft, siehe die Angabe S. 512.

in *E* diesen Unterschied bewirkt, geht hervor aus der Vergleichung mit der kleinen, sich wie *D* verhaltenden Kultur *D*¹, welche ebenfalls bloß wenige Exemplare enthält.

Wie lange ein einmaliger Zusatz von Nebennierensubstanz wirkt, geht aus dem Befund an drei Schnecken hervor, welche 3 Monate nach Beendigung der Versuchsreihen noch in ihren respektiven Gläsern angetroffen wurden und ähnliche Wachstumsverhältnisse erkennen ließen als die jungen Tiere im Frühjahr und im Frühsommer, was den günstigen Einfluß der Nebennierenrinde betrifft. Die Algenmenge war in diesen drei Kulturgläsern sehr üppig und annähernd gleich groß, die Farbe der Algen jedoch war in Glas *B*, wie oben gesagt, viel stärker grün.

¹⁾ Siehe die Bemerkung S. 510.

Bei solch einem nicht regelmäßig kontrollierten Versuch ist also nicht sicher auszumachen, ob die Nebennierenrindewirkung via die Algen oder unmittelbar die Schnecke beeinflußt hat, was bei den bis Juli angestellten Versuchen nicht fraglich ist. Daß nach der regelmäßigen Übertragung von Algen aus Glas B in Glas D keine Wachstumsbeförderung in D eintrat, macht es jedoch wahrscheinlich, daß man auch hier eine direkte Wirkung auf den Organismus der Schnecke annehmen darf.

Versuch 5 (Kurve V).

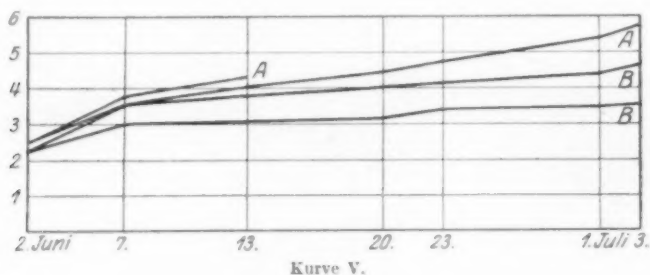
2. Juni 1922.

Vier junge Schnecken aus der Nebennierenkultur C von Versuch I werden über zwei Gläser verteilt.

A. 5 mg getrocknete Rinde der Nebennieren.

B. 5 mg getrocknetes Mark der Nebennieren¹⁾.

Beide Kulturen bekommen weiter zweimal wöchentlich Zusatz von 3 mg Substanz.



Länge in Ocularmikrometerstrichen.

| Datum. | A | | B | |
|---------|----|----|----|----|
| 2. Juni | 22 | 25 | 22 | 25 |
| 7. " | 36 | 38 | 30 | 36 |
| 13. " | 40 | 42 | 30 | 38 |
| 20. " | 43 | 2) | 31 | 40 |
| 23. " | 48 | | 34 | 41 |
| 1. Juli | 54 | | 34 | 44 |
| 3. " | 57 | | 35 | 47 |

Resultat: Die getrocknete Nebennierenrinde ist wirksamer als ein selbes Quantum Nebennierenmark.

Versuch 6 (Kurve VI).

9. Juni 1922.

Vier Schnecken aus demselben Eiabsatz, seit 18. April mit Leberzusatz behandelt, jetzt über zwei Gläser verteilt.

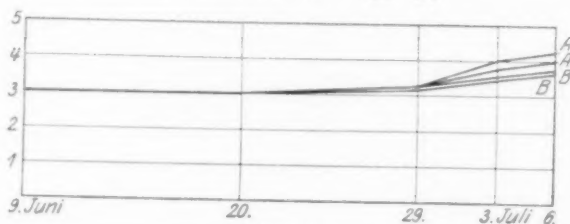
¹⁾ Siehe die Bemerkung S. 510.

²⁾ Das zweite Exemplar A ist verlorengegangen. Auch die leere Schale wurde nicht zurückgefunden.

A. 1 ccm Autoklavextrakt¹⁾ der getrockneten Nebennierenrinde bis 29. Juni; weiter Zusatz von 3 mg getrocknete Rinde.

B. 1 ccm Autoklavextrakt¹⁾ der getrockneten Leber bis 29. Juni; weiter Zusatz von 3 mg getrocknete Leber.

| Länge in Ocularmikrometerstrichen. | | | | |
|------------------------------------|----|----|----|----|
| Datum | A | | B | |
| 9. Juni | 30 | 30 | 30 | 30 |
| 20. " | 30 | 30 | 30 | 30 |
| 29. " | 32 | 32 | 31 | 32 |
| 3. Juli | 38 | 40 | 35 | 36 |
| 6. " | 40 | 42 | 37 | 38 |



Kurve VI.

Resultat: Der Unterschied zugunsten der Nebennierenrinde offenbart sich erst nach 29. Juni und ist, obwohl deutlich, geringer als in anderen Versuchen.

Versuch 7 (Kurve VII).

29. April 1922.

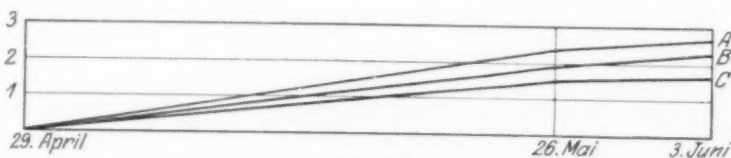
Eiabsatz in drei Teile geschnitten und über drei Gläser verteilt.

A. 1 ccm Autoklavextrakt der getrockneten Nebennierenrinde.

B. 1 ccm Emulsion des eingedampften Alkohol-Ätherextraktes der Rinde in Grubenwasser. (Die Emulsion enthält 50 mg Substanz auf 10 ccm Wasser.)

Der Zusatz wird zwei- oder dreimal wöchentlich wiederholt.

C. Kontrolle.



Kurve VII.

5. Mai. In jedem Glas ein Teil der Schnecken aus den Hüllen geschlüpft.

8. Mai. Eihüllen alle leer.

10. Mai. In Glas A viel größere Tiere als in B und C.

26. Mai. Messungen in Ocularmikrometerstrichen (seit 29. April in A und B im ganzen 9 ccm Extrakt zugesetzt).

¹⁾ Was die Konzentration der Autoklavextrakte betrifft, so wurde — ebenso wie bei den Daphnienversuchen — immer 0,5 g getrocknete Substanz 2 Stunden auf 50 ccm Leitungswasser im Autoklav erhitzt.

A. Anzahl Exemplare: 31.

Länge: 15 18 18 20 20 20 20 21 21 23 23 23 23 23 23 23 24 24 24 24
24 24 24 25 25 25 25 26 26 27 28.

Mittlerer Wert: $\frac{709}{31} = 23.$ $\sigma = \pm 2,77.$

B. Anzahl Exemplare: 20¹⁾.

Länge: 15 17 17 17 17 18 18 18 18 18 20 20 20 20 20 20 20 20 21.

Mittlerer Wert: $\frac{372}{20} = 19.$ $\sigma = \pm 1,58.$

C. Anzahl Exemplare: 25.

Länge: 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 15 16 16 16 16
16 16 20 20 26.

Mittlerer Wert: $\frac{402}{25} = 16.$ $\sigma = \pm 2,43.$

Alle Kulturen in frisches Grubenwasser übertragen. Zusatz wie oben.

3. Juni. Messungen in Ocularmikrometerstrichen.

A. Anzahl Exemplare: 28.

Länge: 22 22 22 22 24 24 24 24 24 24 25 25 25 25 26 26 26 26 26 26
26 26 29 29 29 29 30 30.

Mittlerer Wert: $\frac{716}{28} = 27.$ $\sigma = \pm 2,39.$

B. Anzahl Exemplare: 21²⁾.

Länge: 21 21 21 21 21 21 21 21 22 22 23 23 23 23 23 24 24 25 28.

Mittlerer Wert: $\frac{474}{21} = 23.$ $\sigma = \pm 1,87.$

C. Anzahl Exemplare: 14.

Länge: 15 15 15 16 16 16 17 17 17 17 17 17 17 21.

Mittlerer Wert: $\frac{233}{14} = 17.$ $\sigma = \pm 1,48.$

Resultat: Die Lipoidfraktion der Nebennierenrinde hat einen weniger günstigen Einfluß als das Autoklavextrakt. Beide verhalten sich günstiger als die Kontrollkultur, was aus den Längemaßen, aber ebenfalls aus der Zahl der lebenden Exemplare hervorgeht²⁾. Auch in letzterer Hinsicht verhält sich Kultur A günstiger als Kultur B.

Versuch 8 (Kurve VIII).

3. Mai 1922.

Eiabsatz mit noch unentwickelten Eiern in drei gleich große Teile geschnitten und über drei Gläser verteilt.

A. 1 ccm Autoklavextrakt der Nebennierenrinde. Zusatz zweimal in der Woche.

B. 1 ccm Autoklavextrakt der Leber. Zusatz zweimal in der Woche.

C. Kontrolle ohne Zusatz.

19. Mai. Alle Schnecken ausgeschlüpft. Noch kein bemerkbarer Größenunterschied in den verschiedenen Kulturen.

26. Mai. Ocularmikrometermessungen.

¹⁾ Es befanden sich in Glas B verschiedene tote (nicht mitgemessene) Exemplare.

²⁾ Siehe die Bemerkung S. 508.

B. Anzahl Exemplare: 23.

Länge: 20 20 21 22 22 22 22 22 22 22 22 22 22 22 22 23 23 24 24 24 25
25 25 28.Mittlerer Wert: $\frac{524}{23} = 24$. $\sigma = \pm 2,14$.

C. Anzahl Exemplare: 14.

Länge: 18 18 18 18 19 19 20 20 20 21 21 22 22 22.

Mittlerer Wert: $\frac{278}{14} = 20$. $\sigma = \pm 1,52$.

Resultat: Bei allen Zählungen verhält sich die Leberkultur günstiger als die Kontrollkultur, jedoch *ungünstiger* als die Nebennierenrinde-kultur. Die meisten Schnecken sind zur Entwicklung gekommen in der Nebennierenrindekultur, die wenigsten in der Kontrollkultur¹⁾.

Versuch 9 (Kurve IX). Abb. 6, Taf. I.

17. Mai 1922.

Junge Schnecken aus demselben Eiabsatz von derselben Länge (15 Ocularmikrometerstriche) über zwei Gläser verteilt.

A. Zusatz von 2 mg der getrockneten von Lipoid befreiten Nebennierenrinde. Dreimal wöchentlich wiederholt.

B. Kontrolle ohne Zusatz.

17. Mai. Ocularmikrometermessungen.

A. Anzahl Exemplare: 6.

Länge: 15 15 15 15 15 15.

B. Anzahl Exemplare: 6.

Länge: 15 15 15 15 15 15.

26. Mai:

A. Anzahl Exemplare: 6.

Länge: 30 32 32 32 34 34.

Mittlerer Wert: $\frac{194}{6} = 32$. $\sigma = \pm 1,41$.

B. Anzahl Exemplare: 5.

Länge: 22 23 23 24 28.

Mittlerer Wert: $\frac{120}{5} = 24$. $\sigma = \pm 2,10$.

Kurve IX.

Resultat: Aus diesem Versuch ergibt sich der günstige Einfluß der von Lipoid befreiten Substanz der Nebennierenrinde auf das Wachstum der jungen Schnecken. Im ganzen war bloß 6 mg getrocknete von Lipoid befreite Substanz zugesetzt.

Versuch 10 (Kurve X).

29. Mai 1922.

Vier junge Schnecken aus demselben Eiabsatz von derselben Länge über zwei Gläser verteilt.

A. 2 mg lipoidfreie getrocknete Nebennierenrinde.

B. Kontrolle ohne Zusatz.

¹⁾ Siehe die Bemerkung S. 508.

| Länge in Ocularmikrometerstrichen. | | | | |
|------------------------------------|----|----|----|----|
| Datum | A | | B | |
| 29. Mai | 32 | 32 | 32 | 32 |
| 6. Juni | 42 | 42 | 32 | 38 |
| 15. " | 45 | 48 | 35 | 40 |

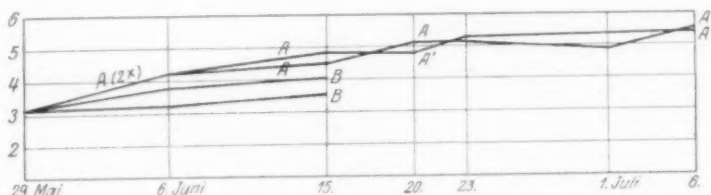
Im ganzen 6 mg Substanz zugesetzt. Die beiden Exemplare aus A werden jetzt über zwei Gläser verteilt.

A. Länge 45. 1 mg der im heißen Luftstrom behandelten getrockneten Nebennierenrinde.

A¹. Länge 48. Kontrolle ohne Zusatz.

| Datum | A | A ¹ |
|----------|----|----------------|
| 15. Juni | 45 | 48 |
| 20. " | 51 | 48 |

A ist also in 5 Tagen 6 Teilstriche gewachsen; daß A¹ in derselben Zeit nicht gewachsen ist, beweist, daß keine Nachwirkung der früheren Nebennierenrindebehandlung stattfindet, wie sich auch schon in anderen Versuchen ergeben hatte.



Kurve X.

Jetzt werden die beiden Geschwister A und A¹ umgetauscht. A¹ bekommt also einen Zusatz von 1 mg der obengenannten Substanz, während A keinen Zusatz hat.

| Datum | A | A ¹ |
|----------|----|----------------|
| 20. Juni | 51 | 48 |
| 23. " | 51 | 52 |
| 1. Juli | 49 | 53 |

Das behandelte Tier A¹ ist also gewachsen von 48—53, während das unbehandelte A zurückgegangen ist von 51—49.

Jetzt findet wieder eine Umtauschung statt. A¹ wird also wieder Kontrolle ohne Zusatz.

| Datum | A | A ¹ |
|---------|----|----------------|
| 1. Juli | 49 | 53 |
| 6. " | 55 | 53 |

Das behandelte Tier A ist also gewachsen von 49—55, während das Kontrolltier A¹ nicht gewachsen ist. Auch hier findet also keine Nachwirkung statt.

Resultat: Aus diesem Versuch geht sowohl die Wirksamkeit der lipoidfreien Nebennierenrinde als der im heißen Luftstrom erhitzten Rinde hervor. Bemerkenswert ist das Ausbleiben der Nachwirkung bei Übertragung in nebennierenrindefreies Medium und weiter der schnelle Erfolg nach Umtauschung aus der Kontrollkultur in ein nebennierenrindehaltendes Medium.

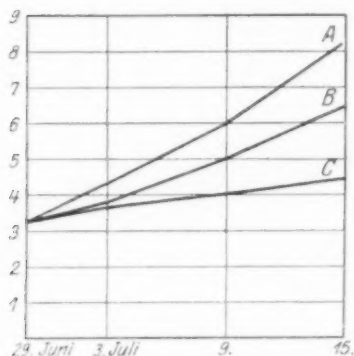
Versuch 11 (Kurve XI).

Ein anderes Beispiel, wie schnell der günstige Einfluß des Nebennierenrinden-zusatzes, welcher, wie man gesehen hat, im Medium selbst wochenlang fort-dauert — nach Übertragung der Tiere in Grubenwasser ohne diesen Zusatz wieder verlorenght, beweist ein anderer Versuch aus dem Frühjahr 1921. Drei Geschwister aus demselben Eiabsatz, seit 22. April in einer *Nebennieren-rinde*extraktkultur, werden am 29. Juni abgewaschen und über drei Gläser verteilt.

A. 5 mg getrocknete Rinde.

B. 5 mg getrockneter, im Autoklav unlöslicher, dreimal gewaschener Teil der Rinde.

C. Kontrolle ohne Zusatz.



Kurve XI.

Länge in Ocularmikrometerstrichen.

| Datum | A | B | C |
|----------|----|----|----|
| 29. Juni | 33 | 33 | 33 |
| 3. Juli | 43 | 38 | 37 |
| 9. " | 60 | 50 | 40 |
| 15. " | 82 | 65 | 46 |

Resultat: Der unlösliche Teil im Autoklav befördert das Wachstum weniger als die getrocknete Rinde, hat jedoch die günstige Wirkung nicht ganz verloren. Vermutlich enthält er noch eine kleine Quantität des wirk-samen Bestandteils. Schon nach 5 Tagen ist der Unterschied zwischen der Weiterbehandlung und das Ent-

ziehen des Rindezusatzes bei den beim Anfang des Versuchs gleich-großen Schnecken bemerkbar.

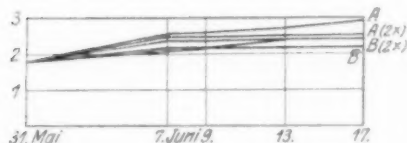
Versuch 12 (Kurve XII).

31. Mai 1922.

Sechs Schnecken (Geschwister) derselben Länge aus der Kontrollkultur von Versuch 8 über zwei Gläser verteilt.

A. 1 mg lipoidfreie getrocknete Nebennierenrinde; Zusatz 7 und 13. Juni, wiederholt.

B. Kontrolle ohne Zusatz.



Kurve XII.

Länge in Ocularmikrometerstrichen.

| Datum | A | | | B | | |
|---------|----|----|----|----|----|----|
| 31. Mai | 18 | 18 | 18 | 18 | 18 | 18 |
| 7. Juni | 25 | 25 | 26 | 21 | 22 | 24 |
| 9. " | 25 | 25 | 26 | 22 | 22 | 24 |
| 13. " | 25 | 25 | 27 | 22 | 24 | 24 |
| 17. " | 25 | 25 | 29 | 22 | 24 | 24 |

Resultat: Schon nach einmaligem Zusatz von 1 mg lipoidfreier ge-trockneter Nebennierenrinde ist der Einfluß auf das Wachstum deutlich merkbar.

Versuch 13 (Kurve XIII).

14. Juni 1922.

Zwei junge Schnecken aus demselben Eiabsatz bis heute in Grubenwasser mit Algen gehalten.

A. 5 mg salzsaures Cholin. 16. Juni wieder 5 mg.

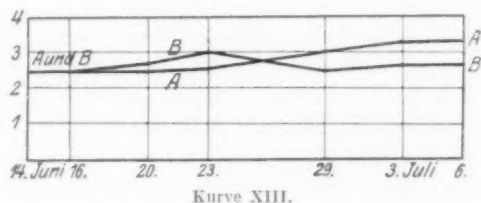
B. Kontrolle ohne Zusatz.

Länge in Okularmikrometerstrichen.

| Datum | A | B |
|----------|----|----|
| 14. Juni | 25 | 25 |
| 16. „ | 25 | 25 |
| 20. „ | 25 | 27 |
| 23. „ | 26 | 30 |

Heute B in Grubenwasser mit 10 mg Cholin übertragen, A in Grubenwasser ohne Zusatz.

| Datum | A | B |
|----------|----|----|
| 23. Juni | 26 | 30 |
| 29. „ | 30 | 27 |
| 3. Juli | 32 | 27 |
| 6. „ | 32 | 27 |



Resultat: Aus diesem Versuch ergibt sich die ungünstigere Wirkung von 10 mg salzsaurem Cholin dem Kontrollgeschwister gegenüber. Daß es tatsächlich das salzsaure Cholin ist, welches das Wachstum zurückhält, wird bestätigt durch den seit 23. Juni angestellten Versuch, in welchem das frühere Kontrolltier B jetzt unter Einwirkung des salzsauren Cholins im Wachstum zurückbleibt, sogar einen Teil der Schale einbüßt, während die frühere Cholinschnecke jetzt, nach Entziehung des Cholins, zu wachsen anfängt.

Zusammenfassung der Resultate.

Die hier beschriebenen Versuche bestätigen die bei den Daphnien gemachte Erfahrung, daß geringe Quantitäten Nebennierenrinde das Wachstum der jungen Tiere fördern. Dieselben Substanzen haben sich hierbei als wirksam erwiesen, nämlich die getrocknete Nebennierenrinde, das Autoklavextrakt derselben (Versuch 1, 4, 5, 6, 7, 8, 11), die lipoidfreie Fraktion (Versuch 9, 10, 12) und das im heißen Luftstrom erhitzte Präparat (Versuch 2, 3). Ebenfalls ergab sich die erhöhte Wirksamkeit der während der Schwangerschaft extirpierten Nebennierenrinden (Versuch 1). Die Unwirksamkeit des salzsauren Cholins

wurde wie bei den Daphnien auch bei den Schnecken erfahren (Versuch 13).

Der Vergleich mit der Leber oder dem Nebennierenmark in gleichen Quantitäten fiel ebenfalls zugunsten der Nebennierenrinde aus (Versuch 4, 5, 6). Auch ergab sich wieder der langdauernde Einfluß eines einmaligen Zusatzes (Ende des Versuchs 4); während nach übertragen in ein weniger günstiges Medium von einer Nachwirkung nichts zu bemerken war (Versuch 3, 10) — wie auch in den Daphnienversuchen wahrgenommen wurde.

Während bei den vorläufigen Versuchen im Frühjahr 1921 bloß in jeder Kultur die kleinsten und die größten Exemplare für die Messungen ausgesucht wurden, habe ich in 1922 in mehr systematischer Weise alle Exemplare einer Messung unterworfen, so daß der Mittelwert in Kurven dargestellt werden konnte. Die Standardabweichung ist dem berechneten Mittelwert hinzugesetzt.

Bemerkenswert sind die Zahlen, welche nach Wechslung der Medien bei den Messungen hervortreten (siehe z. B. in Versuch 3 und 10).

In den Zahlen ist bloß die Länge der Tiere angegeben. Wäre das Volum berechnet, so wären viel frappantere Unterschiede zutage gekommen, wie sich teilweise schon aus den Abbildungen ergibt.

Ob der Nebennierenrindezusatz auch die Reifung der Keimzellen fördert — wie bei den Daphnien so deutlich hervortrat — wird vielleicht bei der mikroskopischen Untersuchung der jungen fixierten Schnecken zu erkennen sein. Diese Untersuchung muß aber erst noch vorgenommen werden.

Für die Erforschung des wirksamen Bestandteils werden die während des ganzen Jahres zur Verfügung stehenden, seit 13 Jahren im Laboratorium sich fortpflanzenden Daphnien ein möglichst günstiges Material bleiben und den genotypisch nicht vollkommen identischen Schneckengeschwistern vorzuziehen sein. Daß aber auch bei diesen Schnecken das Längenmaß sich bei Tieren von derselben Abstammung im selben Medium oft sehr übereinstimmend verhält ohne große Variationen, geht z. B. aus Versuch 7 und 8 hervor. Ein sehr brauchbares Versuchsmaterial hat man jedenfalls auch hier, und es hat die Mühe gelohnt an diesem Material eine Bestätigung der bei den Daphnien erhaltenen Ergebnisse zu finden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Sämtliche abgebildete Schnecken sind in Formol fixiert. Vergrößerung Abb. 1—6 $1\frac{1}{2}$ mal, Abb. 7 $2\frac{1}{2}$ mal, Abb. 8 und 9 2 mal.

Abb. 7—9 beziehen sich auf ältere, bei der Beschreibung im Text nicht aufgenommene Versuche, welche im Jahre 1921 genommen sind. Abb. 1—6

finden im Text Erwähnung. Außer dem Nebennierenzusatz erhielten alle Schnecken (selbstverständlich auch die Kontrolltiere) eine ähnliche Quantität grüner Algen. Die Schnecken in jeder Abbildung gehören zu demselben Eiabsatz.

- Abb. 1 (Versuch 1). *B* getrocknete Nebennierenrinde eines 5 Monate schwangeren Rindes. *C* getrocknete Nebennierenrinde eines nicht schwangeren Rindes. 29. April bis 15. Mai. Beide Exemplare vertreten die mittlere Größe der Kulturen. Im ganzen 4 mg Substanz zugesetzt.
- Abb. 2 (Versuch 3). *B* Kontrolle. *A* getrocknete, während 4 Stunden im heißen Luftstrom erhitzte Nebennierenrinde. 1.—16. Juni. Beide vertreten die größten Exemplare der Kulturen. Im ganzen 6 mg Substanz zugesetzt.
- Abb. 3 (Versuch 4). *A* getrocknete Leber. *B* getrocknete Nebennierenrinde. Aus beiden Kulturen zwei Exemplare, welche die mittlere Größe der Kulturen vertreten. 29. April bis 21. Mai. Im ganzen < 9 mg Substanz zugesetzt.
- Abb. 4 (Versuch 4). *D* Kontrolle. *A* getrocknete Leber. *B* getrocknete Nebennierenrinde. 29. April bis 31. Mai. Kleinste Exemplare der Kulturen. Im ganzen ± 10 mg Substanz zugesetzt.
- Abb. 5 (Versuch 4). *C* getrocknetes Nebennierenmark. *B* getrocknete Nebennierenrinde. 28. April bis 2. Juni. Beide größte Exemplare der Kulturen. Im ganzen < 15 mg zugesetzt.
- Abb. 6 (Versuch 9). *B* Kontrolle. *A* getrocknete von Lipoid befreite Nebennierenrinde. 17.—26. Mai. Beide vertreten die kleinsten Exemplare der Kulturen. Im ganzen 8 mg Substanz zugesetzt.
- Abb. 7. *A* und *B*. 22. April bis 8. Juni 1921, zusammen wässriges Extrakt der Nebennierenrinde. 8.—18. Juni. *A* wässriges Extrakt der Nebennierenrinde, *B* wässriges Extrakt des Nebennierenmarks in derselben Quantität. Für die Extraktion wurde 0,5 g getrocknete Substanz auf 50 ccm Wasser gebraucht, von welchem Extrakt dreimal wöchentlich 1 ccm auf 50 ccm Grubenwasser (das Kulturmedium der Schnecken) zugesetzt wurde.
- Abb. 8. 22. April bis 29. Juni 1921. *A* wässriges Extrakt der Nebennierenrinde (Quantität wie in Fig. 7). *B* Kontrolle ohne Nebennierenzusatz. Beide größte Exemplare der Kulturen.
- Abb. 9. 22. April bis 29. Juni 1921. Wässriges Extrakt der Nebennierenrinde. 29. Juni drei Exemplare derselben Länge über drei Gläser verteilt. 29. Juni bis 15. Juli *A* 5 mg getrocknete Nebennierenrinde. *B* 5 mg getrocknete im Autoklav (2 Stunden auf 110° erhitzt) nicht löslicher Teil der Nebennierenrinde. *C* Kontrolle ohne Nebennierenzusatz.

Arbeiten der Zentrale für Eugenik und wissenschaftliche Jugendforschung der
Pflege- u. Erziehungsanstalt für Schwachsinnige »*Ernestinum*«, Jahrg. 1923, Nr. 6.

Eine Studie über die Genese und Funktion des Interstitiums auf Grund der Untersuchungen an senescenten Hoden.

Von

Ph. Dr. Bohumil Čejka,

chem. Assistent des Zoologischen Institutes der Böhmisches Universität in Prag.

Aus dem Nachlaß des Verfassers herausgegeben

von

Dr. Ing. agr. Jaroslav Kríženecký,

Vorstand der Sektion für Züchtungsbiologie an dem mährischen zootechnischen Landesforschungs-
institut in Brünn und Dozent an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Brünn.

Mit Tafel II und 12 Textabbildungen.

Herausgegeben mit Unterstützung des Ministeriums für Schulwesen und Volks-
bildung der Tschechoslowakischen Republik.

(Eingegangen am 3. Dezember 1922.)

Inhaltsübersicht.

| | Seite |
|---|-------|
| Vorbemerkungen des Herausgebers | 524 |
| I. Einleitung | 526 |
| II. Das Material | 531 |
| III. Eine Übersicht der Entwicklung des Interstitiums | 543 |
| IV. Eigene Beobachtungen an dem Interstitium | 547 |
| V. Der Ursprung des Interstitiums in dem senescenten Hoden | 552 |
| VI. Die Bedeutung der interstitiellen Zellen in dem senescenten Hoden | 570 |
| VII. Schlußbemerkungen | 575 |
| VIII. Erklärung der Abbildungen auf Tafel II | 578 |

Vorbemerkungen des Herausgebers.

In den ersten Jahren des Weltkrieges traten auf Veranlassung des
Universitätsdozenten Dr. med. *Karl Herfort* der Assistent des Zoolo-
gischen Institutes der Böhmisches Universität Dr. phil. *B. Čejka* und
der Assistent für pathologische Anatomie bei Prof. Dr. *R. Křimla* im
Böhmisches Kinderspital Dr. med. *Z. Havlasa* zusammen, um in Prag
eine Zentrale für das experimentelle Studium der inneren Sekretion
auf breitester allgemeinbiologischer Basis zu gründen. Diese schönen
Pläne kamen leider nicht zur Verwirklichung, denn im Jahre 1918 starb
Havlasa, und im Jahre 1919 folgte ihm *Čejka* nach. Nur letzterer
hinterließ eine Arbeit in der vorgenommenen Richtung, die ich nun
im folgenden zur Veröffentlichung bringe.

Ich halte diese Arbeit für einen wertvollen Beitrag zur Lösung des
heute so aktuellen Problems der Interstitiumsfunktion, wertvoll beson-

ders wegen der Auffassung, die Čejka dabei vertritt: daß nämlich die interstitiellen Zellen in den sexuell reifen resp. alternden Hoden die Funktion gewisser Schutzzellen gegen giftige Produkte der gerastischen Zerfallsprozesse¹⁾ spielen. Dadurch will ich keinesfalls meine Übereinstimmung mit der Auffassung Čejkas und noch weniger die Ansicht aussprechen, daß damit die Steinachsche Lehre von der Pubertätsdrüse, oder die heute besonders von Stieve vertretene Lehre über die trophische (nach Roux »präassimilatorische«) Funktion der interstitiellen Zellen, vielleicht fallen sollten; aber ich meine, daß es im Interesse der Sache sein wird, wenn alle künftige Forschung auf diesem Gebiete auch auf die von Čejka vertretene und mögliche Auffassung Rücksicht nimmt.

Deswegen übernahm ich sehr gerne die Herausgabe der posthumen Arbeit, als ich mit ihr durch Vermittlung des Herrn Dozenten Herfort von Čejkas Verwandten betraut wurde.

Dr. Čejka war Zoologe und arbeitete früher besonders in der Systematik und Morphologie der Würmer. Außerdem beschäftigte er sich auch mit der allgemeinen und medizinischen Zoologie; aus diesem Gebiete publizierte er in tschechischer Sprache ein populäres Büchlein: »Das Geheimnis des Lebens und des Todes«, und im Manuskript ist nach ihm eine Schrift über giftige Tiere und ihre Gifte hinterblieben, welche inzwischen auch schon im Druck erschienen ist.

Die vorliegende Arbeit hat Čejka in einem tschechischen Manuskript hinterlassen, das weit umfangreicher ist. Čejka hat seine Studie nämlich als eine Habilitationsschrift für die jetzige Landwirtschaftliche Hochschule in Brünn (früher Höhere landwirtschaftliche Akademie in Tábor in Böhmen) niedergeschrieben und hat in seine Arbeit in einigen Abschnitten auch eine Übersicht der derzeitigen Ergebnisse und Theorien über die Beziehung der Gonaden zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen aufgenommen.

Diese Abschnitte habe ich bei Herstellung der Übersetzung²⁾ weggelassen, um den Umfang der Publikation zu verringern; einige kleinere Verkürzungen habe ich auch noch an anderen Stellen ausgeführt. Außer diesen absichtlichen Textstreichungen und mit ihnen zusammenhängenden Verschiebungen des Textes zwecks Herstellung seiner Kontinuität habe ich an dem ursprünglichen Manuskript nichts geändert,

¹⁾ Die gute griechische Bezeichnung »Gerasis« (bei Aristoteles »Geransis«), gleichbedeutend dem lateinischen »senescentia«, entnehme ich der Arbeit von Dr. Herfort: »Über Wachstumsanomalien bei Schwachsinnigen« (»Eos«, Jg. 14, 1918, Wien).

²⁾ Dabei hat mir opferwillig mein Assistent Ing. J. Podhradský geholfen, indem er den größten Teil der Übersetzung selbst ausführte, wofür ich ihm sehr zu Dank verpflichtet bin.

so daß die Arbeit von Čejka in ihrer Originalstilisation hier wieder gegeben ist.

Auf einen Fehler des Originalmanuskriptes muß ich hier ausdrücklich hinweisen; es ist die mangelhafte Angabe der von Čejka zitierten Autoren und ihrer Arbeiten. Ich habe auch ursprünglich die Absicht gehabt, Čejkas Arbeit in diesem Sinne zu ergänzen und mit einem Literaturverzeichnis zu versehen; heute glaube ich aber, daß nach dem Erscheinen der umfangreichen und monographisch zusammenfassenden Publikation von Stieve (Entwicklung, Bau und Bedeutung der Keimdrüsenzweischenzellen. München und Wiesbaden; J. F. Bergmann 1921) eine solche Ergänzung der Arbeit von Čejka nicht mehr nötig ist.

Daß die Herausgabe dieser Arbeit mit allen von Čejka hergestellten Abbildungen, besonders mit der farbigen Tafel begleitet werden konnte, ermöglichte das Ministerium für Schulwesen und Volksbildung der tschechoslowakischen Republik durch Erteilung einer Subvention.

Brünn, den 28. Juli 1922.

Dr. J. Kříženecký.

I. Einleitung.

Die sogenannten interstitiellen Zellen sind zum erstenmal im Jahre 1850 von Leydig im Säugetierhoden beschrieben worden und werden entweder nach ihm »Leydigsche« oder »interstitielle« Zellen genannt. Im Jahre 1854 hat dieselben Kölliker beim Menschen beschrieben. Die Gesamtheit dieser Zellen in dem Hoden, welche einfach als »Interstitium« bezeichnet wird (und in diesem Sinne werde auch ich im weiteren von diesen Zellen sprechen) ist bald der Mittelpunkt der Aufmerksamkeit verschiedener Forscher geworden, und es wurden sehr verschiedene Ansichten sowohl über den Ursprung, wie auch über die Funktion dieser interessanten Zellen ausgesprochen.

Es ist kein Platz, in dieser Arbeit eine ausführliche historische Übersicht der verschiedenen, über die Genese und Funktion dieses Organs von Anfang bis heute ausgesprochenen Ansichten anzuführen; ich werde nur gelegentlich einzelne Angaben besprechen, welche entweder meine Frage berühren oder diametral zu dem Standpunkte stehen, von welchem aus ich das Interstitium in den seneszenten Hoden im folgenden betrachte.

Über die Bedeutung des Interstitiums herrschen bis heute zwei Hauptansichten. Die einen Forscher (Champy, Regaud, Ebner, Plato, Goldmann u. a.) schreiben dem Interstitium eine rein trophische, Roux¹⁾ eine präassimilatorische Funktion zu. Die anderen (Finotti, Kasai, Tandler und Grosz, Harms, Steinach u. a.) schreiben demselben auf Grund verschiedener Experimente eine inkretorische Tätigkeit zu, dessen Hormone die sog. sekundären Geschlechtsmerkmale hervorrufen sollen.

¹⁾ Terminologie der Entwicklungsmechanik, S. 314. 1912.

Auch über die histologische und physiologische Natur des Interstitiums beim Menschen sowie auch bei den Tieren gehen die Ansichten einzelner Forscher sehr auseinander. Die Ursache davon ist, meiner Ansicht nach, der Umstand, daß die Gonaden bis jetzt nur sehr mangelhaft studiert wurden, und zwar nicht nur an verschiedenem tierischen, sondern auch menschlichen Material und ohne Rücksicht, besonders in den älteren Arbeiten, auf die Zeit und den physiologischen Zustand, in welchem das Interstitium sich befand. Infolgedessen sind verschiedene Autoren manchmal zu ganz entgegengesetzten Konklusionen gekommen, die für alle Fälle und Zeiten zu generalisieren unmöglich ist. Und so kam es leicht zum Streit über das Auftreten des Interstitiums bei bestimmten Tieren. Einige behaupten, daß hier oder dort kein Interstitium existiert, andere wieder, daß es in bedeutendem Maße entwickelt ist. Und beide Seiten haben in gewissem Sinne recht, weil sie den Organismus, jede in einer anderen Lebensphase, studieren konnten, denn das Interstitium, wie bekannt, sehr bedeutend in seinem Auftreten und der Menge nach der Art des sexuellen Lebens der einzelnen Organismen schwankt.

Ähnlich sind verschiedene Ansichten in betreff der Provenienz dieser Zellen in der Literatur verzeichnet. Es gab eine Zeit, wo das Interstitium für Nervenzellen gehalten wurde (*Harvey*), oder *Tourneux* hat die interstitiellen Zellen in dem Hoden und dem Ovarium mit »Plasmazellen« verglichen, und *Waldeyer* hat sie direkt für solche gehalten; diese Ansicht wird für unsere weiteren Erörterungen wichtig sein. Andere Autoren sahen in den interstitiellen Zellen des Hodens homologische Gebilde zu den Zellen, welchen wir im Ovarium in den *Pflügerschen* Streifen begegnen (*Nussbaum*). *Bardleben* hat sie für Mutterelemente der *Sertolischen* Zellen gehalten, die wir an den Wänden in den samenbildenden Kanälchen, welche zur Ernährung von heranwachsenden Spermien dienen, finden usw.

In der neueren Zeit erklärt *Plato* die Funktion der interstitiellen Zellen im Hoden als reine Ernährungsfunktion, welche in enger Beziehung zu den *Sertolischen* Zellen, in welche das Fett mit Hilfe besonderer Kanälchen direkt aus dem Interstitium durchdringt, steht. Diese Behauptung von der trophischen Tätigkeit des Interstitiums wurde zwar nicht so vollkommen, wie *Plato* es schildert, bestätigt, besonders jene Kanälchen existieren nicht, aber doch hat eine ganze Reihe von Autoren (*Beißner*) im protoplasmatischen Leibe der interstitiellen Zellen eine Menge von verschiedenen Stoffen, welche sich da auf metabolischem Wege anhäufen, gefunden. Es sind das hauptsächlich die Fetttropfen, welche schon selbst der Entdecker des Interstitiums, *Leydig*, und nach ihm bald *Kölliker* während des Lebens und auch auf den fixierten Präparaten sahen. Später hat *Hoffmeister* 1873 das Fett und gleich-

zeitig das Pigment in den interstitiellen Zellen der verschiedenen Säugtiere beschrieben. Seine Arbeit ist sehr umfassend und für die damalige Zeit ziemlich genau. Aber das Fett, seiner Ansicht nach, erscheint hauptsächlich nur in der Jugend und zwar sehr frühzeitig, das Pigment dagegen erst später, besonders im Alter, was für meine Beobachtung auch sehr wichtig ist. Auf Grund seiner Studien macht er aber keine Deduktionen. Interessante Mitteilungen in dieser Hinsicht gibt uns *Friedmann*. Das Fett erscheint seiner Ansicht nach zuerst intratubulär, d. h. im Innern der samenbildenden Kanälchen, wohin es mit dem Blute kommt. Wenn es hier aufgebraucht ist und ein großer Verbrauch an Ernährungsstoffen bei der eingetretenen Spermatogenese eintritt, beginnt auch das Interstitium zu fungieren. Seine Zellen werden voll von Fett, welches von da direkt in die samenbildenden Kanälchen transportiert und zum Aufbau der sexuellen Zellen benutzt wird. Interessante Beziehungen hat dieser Autor zwischen dem Fett und dem Pigment beobachtet. Wenn die Hoden bei den Fröschen im Frühling ihre Funktion schon getan haben, enthalten sie dann im Sommer reichlich Pigment, welches vielleicht auch wie bei den Menschen im seneszenten Hoden aus den Zersetzungsprodukten nach der Beendigung der Spermatogenese entstanden ist; im Winter dagegen, wo die Spermatogenese hauptsächlich vor sich geht, verschwindet das Pigment, und die interstitiellen Zellen sind mit Fett vollgestopft.

Außer dem Fett und dem Pigment wurden im Hoden und hauptsächlich im Interstitium auch besondere kristall- und kristalloidähnliche im Plasma liegende Formen, unter dem Namen *Charcots* Kristalle, gefunden, weiter kleine *Lubarschsche* Kristalle hauptsächlich in den Spermatogonien und *Reinkes* Kristalloide, welche vielleicht die degenerativen Prozesse, die sich in den interstitiellen Zellen abspielen, begleiten, ähnlich wie die sogenannten fuchsinophilen Körperchen, anders *Russelsche* Körperchen genannt, welche mit den letzteren die gleiche Abstammung haben und etwa die régressiven Prozesse kennzeichnen. Es ist interessant, daß diese kristallähnlichen Gebilde nur beim Menschen gefunden wurden und nur in den Zellen, wo kein Pigment vorhanden war.

Wichtig für unser Studium ist die Frage der Pigmentation der interstitiellen Zellen. Diese zeigt sich bei den älteren Gonaden schon makroskopisch in der Form einer diffus gelblichen bis schwarzgrauen Färbung oder dort, wo das Pigment nicht gleichmäßig disloziert ist, in der Form einer Marmorierung, wie wir das bei den Hoden aus einem im folgenden beschriebenen Falle sehen werden. Schon *Hoffmeister* erwähnt das Pigment, welches hauptsächlich im Alter erscheint, und zwar in steigendem Maße bei der Senescenz der Hoden. *Maas* behauptet, daß das Pigment im menschlichen Hoden allmählich vom 20. Jahre an zunimmt. Aber dieses Pigment hat nach *Thaler* keine chemischen Eigenschaften der

Lipochromen. Die eigenen Pigmentzellen des Interstitiums häufen sich im Alter neben den zahlreichen Fettzellen an, am meisten unter der Tunica albuginea, in der Nähe der Septen und des Corpus Highmori, wo auch zuerst die Degeneration des Hodens beginnt. Darüber später noch mehr.

Über die Entstehung der interstitiellen Zellen haben wir eine Reihe von verschiedenen Ansichten und bisher existiert da kein einheitlicher Standpunkt. Einige sehen die Entstehung dieser Zellen in den sexuellen Urzellen, von welchen sie sich schon bei der Grundlegung und Bildung der Gonaden differenzieren. Andere halten die Bindegewebszellen für mütterliche Gebilde, aus welchen das Interstitium durch eine einfache morphologische Veränderung entsteht. Ich habe auch schon einige ältere Ansichten von der Genesis dieser Zellen erwähnt, von welchen man aber in der neueren Zeit weniger spricht, obwohl sie mehr Aufmerksamkeit verdienen. Sonderbar erklärt *Koch* die Ursache der Bildung des Interstitiums im senescenten menschlichen Hoden, hauptsächlich dort, wo es sich um Atrophie des generativen Teiles in größerem Stile handelt. Durch das Verschwinden der sexuellen Elemente in den samenbildenden Kanälchen und infolgedessen durch die Verminderung dieses ganzen Teiles der Hoden kommt es zur Verminderung des Druckes in dem Gewebe der Gonaden, und auf Grund dessen wachsen die interstitiellen Zellen üppig und füllen dann die leeren Räume. Das Interstitium der Hoden sollte nach diesem Autor eine ganz untergeordnete, man kann sogar sagen überflüssige Funktion haben und diene nur als eine reine Ausfüllungs- und Stützsubstanz. Diese Ansicht scheint mir ein wenig phantastisch zu sein und ist gar nicht im Einklange mit der morphologischen Zusammensetzung des Interstitiums, welches auch beim oberflächlichen Studium doch nur ohne Widerspruch eine wichtigere Funktion als die der Stützzellen hat.

Aus dieser kurzen Einleitung, in welcher ich nur einige Ansichten vom Interstitium erwähnt habe, ist ersichtlich, daß es auch heute noch keine leichte Aufgabe ist, die Frage der interstitiellen Zellen in den Gonaden zu lösen, auch in betreff der Genesis der physiologischen Funktion, noch weniger nur auf Grund von wenigen Fällen oder nur von einem einzigen Objekte. Es ist zweifellos, daß man zur richtigen Lösung eine ganze Reihe von Fällen beobachten muß, sowohl von tierischem wie auch von menschlichem Material, und zwar von der embryonalen Zeit bis zur totalen Degeneration, die durch Senescenz bedingt ist. In manchen Fällen kann uns auch das pathologische Material gute Dienste leisten, allerdings unter der stetigen Kontrolle des gleichwertigen normalen Objektes, vorwiegend aus dem Grunde, weil man an einem einzigen Falle die ganze Cytomorphosis der interstitiellen Zellen, die in einem rascheren Tempo sich abspielt, verfolgen kann.

Zur Erkenntnis des Chemismus des bis heute rätselhaften Interstitiums, ist es notwendig, auch die Biochemie zu Hilfe zu nehmen und experimentell direkt die Stoffe (Hormone), wie des generativen Teiles, so auch des Interstitiums nachzuweisen und ihre Wirkung und Beziehung zu den übrigen Sekreten der endocrinen Drüsen sicherzustellen. Es ist kein Zweifel, daß dies eine sehr schwere Aufgabe ist, welche auf einer Seite auf die bisher sehr unvollkommenen biochemischen Kenntnisse und auf der anderen Seite auch auf die technischen Schwierigkeiten stößt, denen wir da insbesondere bei der Isolierung der reinen Extrakte aus den betreffenden Organen bzw. gewissen Zellelementen, welche wir ihrer biochemischen Seite nach prüfen wollten, begegnen. Aber so viel ist schon heute sicher, daß man nicht imstande ist, die Funktion aller endocrinen Drüsen nur auf einem rein morphologischen Wege zu entscheiden, obwohl man hier manche wertvolle Erkenntnis gewinnen kann und daher die Morphologie hier immer eine Basis und auch ein Ausgangspunkt für die anderen wissenschaftlichen Richtungen der Forschung bleiben wird; aber das letzte Wort, zur Lösung dieses schwierigen Problems, wird doch nur der Wissenschaft der Zukunft — der Biochemie — gehören.

Diese meine Arbeit soll eben in dieser Hinsicht ein Beitrag sein.

Es wurde mir durch die Freundlichkeit des Direktors der Pflegeanstalt für Schwachsinnige »Ernestinums« Dozenten Dr. med. *Karl Herforts*, ein kostbares Material zur Verfügung gestellt, welches aus zwei interessanten Fällen schwachsinniger Individuen stammt; dieses Material ist mir für seine besonderen cytologischen Verhältnisse eine Grundlage für diese meine erste Arbeit geworden. Zum Studium des Interstitiums benutze ich also teils dieses Material — die Hoden schwachsinniger Individuen —, teils verschiedene menschliche Hoden, welche aus etwa gleichem und auch verschiedenem Alter herkommen und welche mir durch die Freundlichkeit der Herren Chefs und Assistenten aus dem Anatomischen und dem Chirurgischen Institute sowie aus der Landesgebäranstalt und insbesondere aus der Prosektur des Kinderspitals, wo ich auch lange Zeit an diesem Thema gearbeitet habe, zur Verfügung gestellt wurden. Allen Herren möchte ich hier für das mir zur Verfügung gestellte Material meinen herzlichen Dank aussprechen.

Indem ich bei meiner Studie über die Genese und Bedeutung des Interstitiums die verschiedenen mikrochemischen Methoden benutzte und immer meine Befunde mit den Verhältnissen bei den verschiedenen Tieren und in verschiedenem Alter verglich, bin ich zu anderen Ansichten über die Genese und Funktion der interstitiellen Zellen im seneszenten menschlichen Hoden gekommen, als wir ihnen in der geläufigen Literatur begegnen. Sonst halte ich diese Arbeit gewissermaßen

für eine Einleitung zum eigentlichen Studium der allgemeinen Frage vom Interstitium, wie beim Menschen, so auch bei Tieren, und zwar in verschiedenem Alter und während der verschiedenen Lebenszustände. Natürlich muß man dieses Studium durch zahlreiche Experimente unterstützen, mit welchen ich eben nun beginne, was eine längere Zeitdauer erfordern wird. Eine sehr wichtige Rolle spielen bei diesem Studium auch die pathologischen Zustände, während welcher, wie bekannt, sich auf Grund der chemischen Korrelation auch die Gestalt und Zusammensetzung der einzelnen Organe sehr bedeutend ändern, und nach denen man auch die betreffenden Körperzustände erklären muß. Heute ist die Pathologie des Menschen noch lange nicht abgeschlossen; mit der Pathologie der Tiere, besonders was die niederen Gruppen, die Evertibraten, betrifft, hat man überhaupt noch nicht angefangen. Und eben diese Seite, der Einfluß der pathologischen Zustände auf den gesamten Organismus des Tieres, wurde von den Zoologen sehr vernachlässigt. Die verschiedenen Repräsentanten der Parasiten sind zwar ziemlich gut bearbeitet und ihre manchmal sehr komplizierten Lebenszyklen sind bis ins Detail bekannt, aber, wie sich der pathologische Einfluß zum Beispiel von *Gregarina*, des Darmparasiten im Körper der Schabe, herausstellt, oder vom Wurme *Rhynchelmis*, in welchen diese Parasiten leben, und was für einen Gesamteinfluß das auf die Organisation des betreffenden Organismus hat, welcher mit diesem Parasiten infiziert ist, das wurde bis jetzt sehr wenig beachtet. Deshalb herrscht kein Zweifel darüber, daß man durch das Studium nicht nur der Parasiten, sondern auch der durch diese Organismen in der sehr einfachen Körperorganisation des infizierten Tieres verursachten pathologischen Zustände, manches durch solche *vergleichende Pathologie* bisher wenig Bekannte erklären könnte. Ich unterlasse aus diesen Gründen eben bei meinem weiteren Studium aller Organe mit innerer Sekretion niemals die Rücksicht auf den gesamten Körperzustand des betreffenden Organismus, besonders auf die pathologische Seite, was mir sicher in manchem sehr wichtige Fragen erklärt und auf der anderen Seite — und das noch in erhöhtem Maße — die leichten Fehler verhindert: denn die Kenntnis der verschiedenen pathologischen Zustände, besonders bei den niederen Organismen, schließt sicher die Möglichkeit vom Vertauschen der pathologischen Organe mit den normalen aus.

II. Das Material.

Das Material, das mir zur Verfügung stand, und den Ausgangspunkt meiner Studien bildet, stammte aus der Pflegeanstalt für Schwachsinnige »Ernestinum« und verdient, da es von schwachsinnigen Individuen stammt, eine nähere Erörterung. Zur Bearbeitung erhielt ich verschiedene schon fixierte Teile von Organen von zwei Fällen. Das

erste Material stammt von einem schwachsinnigen 57jährigen Mann, das zweite von einem Idioten, einem 7jährigen Knaben.

I. Fall: Julius Kreschl, geboren 1860, gestorben 1917.

I. Anamnese: Seine Eltern waren Bruder und Schwester, deren Vater durch Selbstmord endete. Der Vater, Oberleutnant, starb im Prager Irrenhause als Geisteskranker durch Erhängen, die Mutter endete gleichfalls einen Monat nach dem Tode des Bruders durch Selbstmord. Das Kind war sehr schwach, und alsbald zeigte es sich taubstumm. Im 11. Jahre wurde es in die Prager Taubstummenanstalt gebracht, wo es 3 Jahre verweilte. Im 17. Lebensjahre

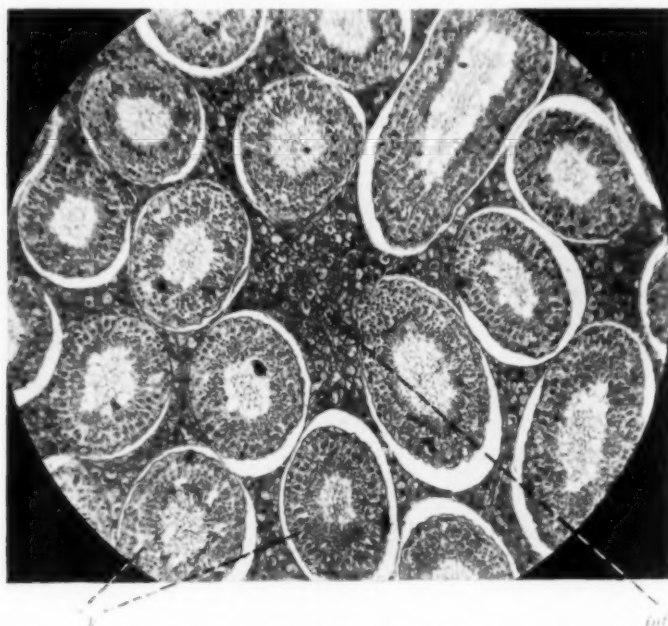


Abb. 1. Mikrophotographie eines Känguruhhodens zum Vergleich mit dem menschlichen Hoden. *k* samenbildende Kanälchen mit reger Spermatogenesis. *int* interstitielle Zellen, die ausschließlich den Zwischenkanalraum ausfüllen. (Photo bei Obj. 3, Ok. II. Mit Borells Methode gefärbt.)

wurde es einem Schuster in die Lehre gegeben, aber wegen des bedeutenden Schwachsinnigkeitsgrades und der schlechten Sehkraft konnte es sich nicht in diesem Handwerk betätigen. Darum wurde Kr. 1884, 24 Jahre alt, in das »Ernestinum« aufgenommen, wo er bis zu seinem Tode im Jahre 1917 verharnte. Aus der genauen Anamnese aus jener Zeit entnehme ich nur so viel, daß die Geschlechtsorgane verhältnismäßig normal waren und eine unnatürliche Befriedigung des Geschlechtstriebes nicht beobachtet wurde. Subjektiv fühlte sich Kr. gesund, war reinlich, konnte aber zu keiner Arbeit verwendet werden.

2. Klinischer Befund: Imbecillitas, Surdomutitas, Retinitis pigmentosa, Debilitas congenitalis, Marasmus praecox. Pigmentatio dorsi manus (wie bei Pellagra).

3. Sektionsbefund: Aus dem Sektionsprotokoll entnehme ich die wichtigeren Befunde: Leiche eines körperlich bedeutend herabgekommenen Mannes. Die

äußeren Genitalien ohne Veränderung; das Dorsum beider Hände ist braun pigmentiert, die Epidermis gefaltet. Das Gewicht des Gehirns 1200 g. Das subcutane Bindegewebe ohne Fett. Die Muskulatur stark atrophisch, von rosa-grauer Farbe. Die Schilddrüse im ganzen klein, in den unteren Teilen beider Lappen sind Geschwülste, links ein Adenom von der Größe einer Walnuß, rechts eine kompakte Geschwulst, auf der Schnittfläche grau, körnig. Das übrige Gewebe ist stark atrophisch, in Bindegewebe umgewandelt. Die lymphatischen Knoten (die peritrachealen) sind fast gänzlich verschwunden. Keine Reste der Thymusdrüse. Die Prostata fibrös verändert. Die Hoden (20 g) auffallend klein, das Parenchym verschwunden, im Plexus pampiniformis findet man Phlebolithe. Das Gewebe der Leber leicht venostatisch überblutet, braun, spröde. Die Mehrzahl der Organe ist als atrophisch beschrieben.

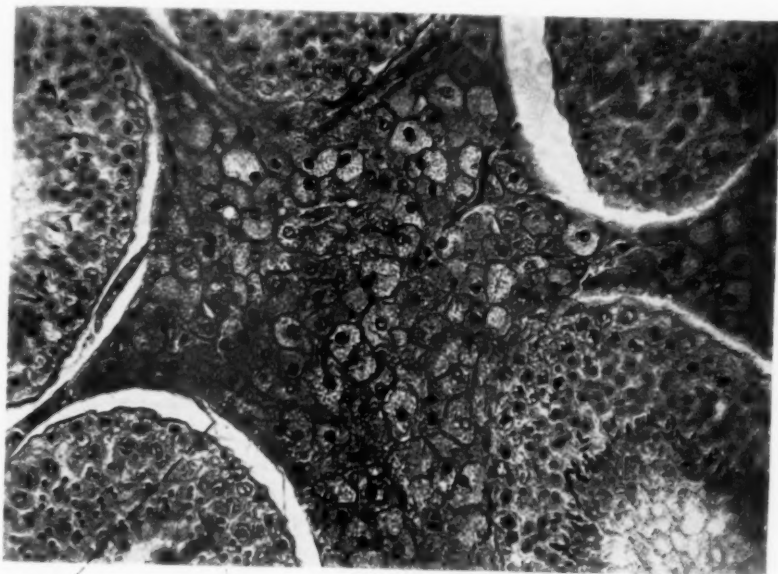


Abb. 2. Dasselbe Bild (wie Abb. 1) vergrößert (Obj. 5, Ok. IV).

4. *Der mikroskopische Befund an den Hoden:* Makroskopisch schon sind an einem Stückchen dieses Organs zahlreiche Veränderungen bemerkbar. Das anatomische Protokoll führt die Hoden als auffallend klein an. Ich beobachtete an diesem in 10%igem Formalin fixierten Objekt, daß die Tunica albuginea bedeutend dicker ist als in einem normalen Hoden des gleichen Alters, und an der Schnittfläche ist eine auffallende Pigmentation in Gestalt von einer schwarz-braunen Marmorierung sichtbar.

Zum Feststellen der mikroskopischen Veränderungen, die diesen Fall begleiten, habe ich mir mittels verschiedener Methoden eine Serie von Präparaten hergestellt. Einen Teil des Objektes bettete ich in Paraffin ein, einen anderen in Celloidin und den Rest zerschnitt ich mit

dem Gefriermikrotom. Nach diesen Methoden benutzte ich auch die entsprechenden Farben- und chemischen Reaktionen zur Feststellung der verschiedenen Bestandteile und Komponenten, die in dem Hoden enthalten sind (auf ähnliche Weise verarbeitete ich auch das Vergleichsmaterial). Sehr gute Resultate gab für gewisse Gewebe und Fälle die *Heidenhainsche* Methode, *Borells'* (Magenta-Pikroindigocarmin) auf Pigmentkörner und Mitochondrien, *Altmanns* und *Kulls* auf verschiedene Zellkörnchen, *Cajals* Imprägnationsmethode zum Unterscheiden des Melanins von Lipofuchsin, *Mallorys* auf Bindegewebs-

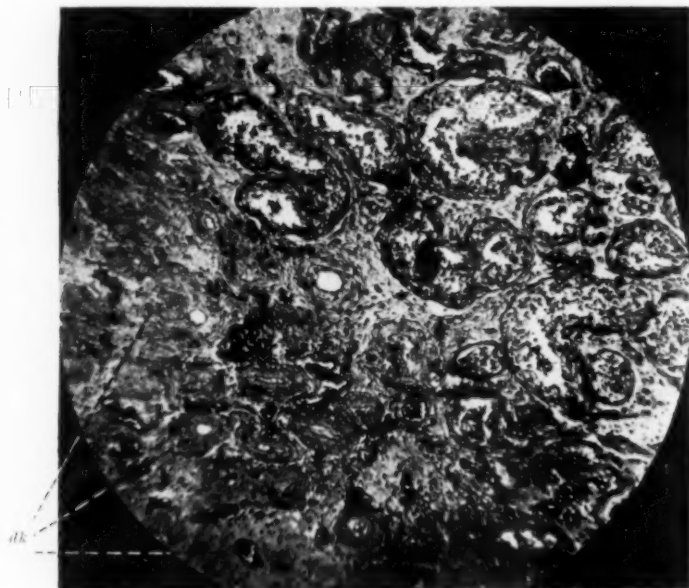


Abb. 3. Der Schnitt durch den Hoden aus dem Fall Kreschl. Auf dem Bilde ist eine bedeutende Atrophie des ersten bis dritten Grades, die von rechts nach links fortschreitet, *dk* schon völlig leere Kanäle mit sehr engem Lumen und stark hyalin degenerierter Wand. [Photo Obj. 3, Ok. II. Mit Eisenhämatoxylin gefärbt — lichtgrün.]

elemente, ähnlich *van Giesons*. Die *Giemsa*sche zusammen mit *Pappenheims* Methode für Blutelemente. Zum Feststellen von Fett und ihm verwandten Stoffen wurde bei Gefrierschnitten hauptsächlich benutzt: Scharlachrot *Delafield* (*Ehrlich*), Nilblau-Sulfat, Indophenol und Neutralrot. Für fettverwandte Stoffe wurden die Methoden *Fischers*, *Giaccios*, *Lorrain-Smiths* u. a. verwendet.

Schon bei schwacher Vergrößerung kann man auf den Schnitten das Bild einer allgemeinen Degeneration erblicken, die hauptsächlich den generativen Teil, das sind die *Canali seminiferi*, betroffen hat (Abb. 3 u. 4). Durch Vergleichung eines normalen Hodens eines Mannes

ungefähr des gleichen Alters ist ersichtlich, daß es sich im Fall Kreschl wirklich um weitgehende Degenerationsveränderungen handelt, welche hier meist schon den dritten Grad von Atrophie erreicht haben, wie es Spangaro in seiner umfangreichen Arbeit schildert. Nach diesem Autor kann man etwa nach dem 55. Lebensjahre zweierlei Hodenarten unterscheiden, und zwar: 1. *normale senile Hoden*, die sich wesentlich nicht stark von normalen Hoden bei voller Kraft, hauptsächlich in ihrem generativen Teile, unterscheiden; 2. *atrophische senile Hoden*, bei denen Spangaro wiederum drei Grade unterscheidet, in deren Verlauf lang-

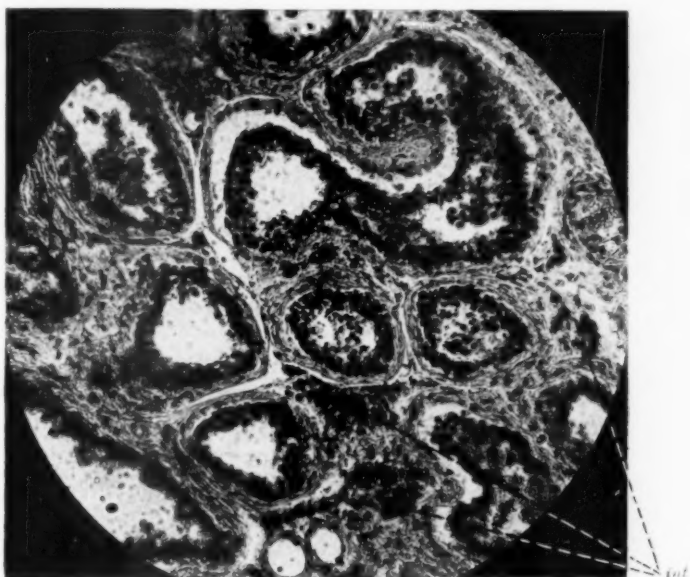


Abb. 4. Gefrierschnitt mit Scharlachrot gefärbt (Fall Kreschl). Der Inhalt der samenbildenden Kanäle, der auf der Photographie dunkel erscheint, bedeutet Zellen, die der Fettdegeneration verfallen.

Interstitielle Zellen, die in Knoten zusammengeballt sind; sie sind mit zahlreichem Pigment von fettiger Natur, sog. Lipofuscin, gefüllt, weshalb auch sie die Fettreaktion geben, die sich nach Anwendung dieser Methode im Rotwerden kundgibt. (Siehe einzelne Zellen auf Taf. II.)

sam der ganze Inhalt des generativen Teiles in den samenbildenden Kanälchen schwindet, von denen später bei der Schilderung der Veränderungen während der Gesamtentwicklung des menschlichen Hodens die Rede sein wird.

Interessant ist, daß man am Hoden aus dem Fall Kreschl an einem einzigen Schnitte an verschiedenen Stellen alle drei Stadien der Atrophie des senilen Hodens schön verfolgen kann. Stellenweise finden wir noch Kanälchen, in denen sich bis jetzt Spermatocyten in mehreren Reihen vorfinden, freilich schon sich loslösende und teilweise degenerierte (Abb. 3 u. 4).

Dann kann man in der Richtung zur Oberfläche des Hodens, direkt unter der Tunica albuginea, Stellen finden, in denen langsam die hier übriggebliebenen Spermatogonien und Spermatoocyten schwinden, und wir finden zuallerletzt nur mehr leere Kanälchen, deren Lumen auch nach Verschwinden der Sertolischen Zellen sich bis auf kleine Spalten schließt (Abb. 5).

Während dieser weitgehenden Veränderungen mit dem Inhalt der samenbildenden Kanäle ändert sich auch ihre Wand. Die Bindegewebszellen, die die Kanäle umfassen, verfallen einer langsamen hyalinen

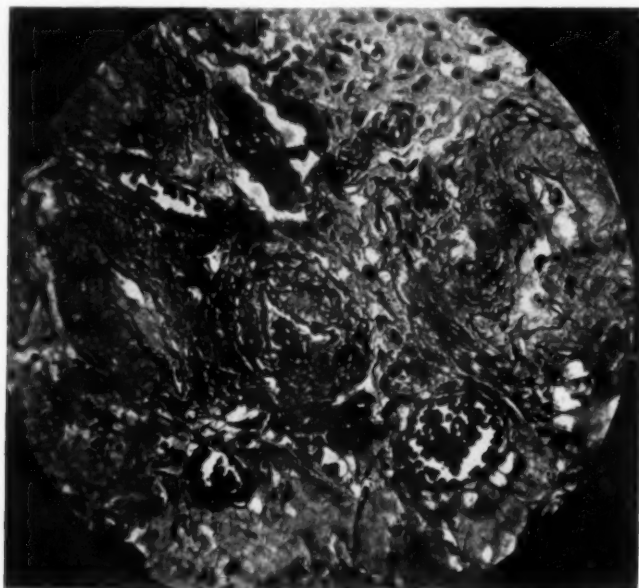


Abb. 5. Ein Teil gänzlich atrophierter samenbildender Kanäle mit sehr starker Wandung und leeren Lumen, das bis auf einen engen Spalt (sk) geschlossen ist (Fall Kreschl). (Photo Obj. 5, Ok. IV.)

Degeneration, wobei ihre Fasern stark anschwellen und sich in einer hyalinen Schicht vereinigen, die die größte Stärke bei gänzlich leeren Kanälen erreicht, wie wir das auf Abb. 3 bis 5 sehen. In der Wand hyalin degenerierter Kanäle kann man hier und da in kleinen Fugen zwischen angeschwollenen Bindegewebszellen einzelne Mastzellen finden, die eine Art von wandernden weißen Blutelementen sind und manchmal bis zum entleerten und zusammengeschnürten Lumen der samenbildenden Kanäle vordringen. Später mehr von ihnen. Das Lumen so degenerierter und zusammengepreßter Kanäle ist kenntlich noch an der dunkler sich färbenden Membran, die das Innere der Kanäle auspolstert, aber zuletzt schwindet auch dieses Kennzeichen — das

Lumen schließt sich völlig —, die Wand der Kanäle ist zergangen und fließt oft mit den umliegenden Fibroblasten zusammen, so daß es oft sehr schwierig ist, die genaue Grenze ehemaliger Kanälchen zu finden (Abb. 5). Stellen im Hoden, die sich in diesem letzten Stadium der Atrophie befinden, erinnern uns in nichts mehr an die Struktur normaler Geschlechtsdrüsen und sind früher hyalin degenerierten Bindegewebe ähnlich (Abb. 5).

Wenn wir bei Gefrierschnitten dieses Hodens als Farbenreaktion auf Fett Scharlachrot verwenden, gelangen wir zur Erkenntnis, daß die



Abb. 6. Ein gerades Kanälchen (Tubulus rectus) aus demselben Hoden, in dem wir die dunkle Masse *tr*, die sich auf dem Präparate rot färbt, sehen, die eine Gruppe degenerierter und getrennter Geschlechtszellen verschiedener Stadien vorstellt, die der Fettdegeneration verfallen sind und von den Kanälen nach außen entfernt werden (Fall Kreschl). (Photo Obj. 5, Ok. IV. Mit Scharlachrot gefärbt — Ehlrich.)

Atrophie der generativen Teile in den samenbildenden Kanälen größtenteils im Wege der Fettdegeneration verläuft. Alle Geschlechtszellen, auch die Räume zwischen ihnen, sind mit Fetttropfen vollgestopft, die sich intensiv färben (ziegelrot), so daß die Wände der samenbildenden Kanäle bei schwacher Vergrößerung nach Färbung mit Scharlachrot so aussehen, als ob sie stark mit einer Schicht aus Fett eingesäumt wären (Abb. 4).

Das Protoplasma und die Kerne der einzelnen Geschlechtszellen zerfallen hierbei langsam, die Fetttropfen werden auf diese Art frei

und fließen außerhalb der Zellen in große Fettkugeln zusammen. Die freien Tropfen sind in ihrer Struktur homogen, oder zeigen eine gewisse Zusammensetzung in Gestalt eines Halbmondes oder kleinerer Kugeln, die den Inhalt eines Fetttropfens ausfüllen und sich so verschieden färben oder eine andere chemische Reaktion zeigen; dieses beweist, daß in diesem Falle in so einem Tropfen mehrere Stoffe beisammen sind, die uns dann nach ihrer chemischen Art verschiedene mikrochemische Reaktionen liefern. Nach der Loslösung der einzelnen degenerierten Geschlechtszellen, die manchmal auch fast noch normal sind, schiebt sich von den Kanalwänden diese ganze Gruppe halb zerfallener Zellen auch mit den Fetttropfen aus den samenbildenden Kanälen in die Tubuli recti, in denen wir nur mehr in Klumpen zusammengeballte, der Fettdegeneration gänzlich anheimgefallene Gruppen von Geschlechtszellen aller Stadien sehen, die von einer Menge von Fetttropfen umgeben und durchdrungen sind (Abb. 6).

So wie die Wände der samenbildenden Kanäle verfallen auch die Wände der Gefäße einer hyalinen Degeneration; darum stockt die Ernährung des ganzen Organs, und die Degenerationsprozesse werden auf diese Art nur beschleunigt.

Das interessanteste Kapitel aus dem Fall für unsere Ausführungen ist die Gesamtheit der Gewebe, die sich in den Räumen zwischen den einzelnen samenbildenden Kanälen befinden. Wir finden hier verschiedene Arten von Geweben und Zellen, die wir insgesamt in der medizinischen Literatur als Interstitium bezeichnen (Abb. 4). Im folgenden werde ich auf die verschiedene Bedeutung dieses Begriffes hinweisen und wie man ihn in einzelnen Fällen zu deuten hat.

Das Grundgewebe ist hier eine Gesamtheit von Zellen, Fibroblaste genannt, die in diesem Falle auch verschiedene Degenerationsstufen zeigt. Die collagenen Fibrillen, die von diesen Zellen ausgeschieden wurden, verfallen auf dieselbe Art der hyalinen Degeneration, wie wir es bei den Wänden der samenbildenden Kanälchen bei den Gefäßen gesehen haben. Die auf diese Art entstandene gelatinöse Masse färbt sich diffus plasmatisch, und wir finden neben zahlreichen lymphatischen Spuren und kleinen Räumen auch Stellen, in denen verschiedene wandernde Zellen eingelagert sind, die von den Blutwegen hierhergekommen sind, und neben ihnen sehen wir an verschiedenen Stellen ganze Inseln der eigentlichen sog. *interstitiellen Zellen*. Diese Zellenart ist auf der Schnittfläche des Hodens beim Färben mit Scharlachrot auf den ersten Blick sehr auffallend durch seine vehemente Anziehungskraft zu diesem Farbstoff, mit welchem zahlreiche *intracelluläre* Granula, die diese großen Zellen häufig überfüllen, intensiv gefärbt werden (Abb. 4); auf diesem Bilde sehen wir die scharlachrot gefärbten Granulas natürlich schwarz.

II. Fall: Schneider, Friedrich, geboren 1910, gestorben 1918.

1. *Anamnese*: Allgemeine Unterentwicklung. Liegt bewegungslos, kann weder sitzen, noch mit den Gliedmaßen sich richtig bewegen. Rachitische Krümmungen der Hände und Füße und Deformation des Brustkorbes. Starke Atrophie der Muskulatur. Taubstumm. Das Leben mehr vegetativ. Unwillkürlicher Stuhlgang und Urinieren. Beim Alter von 7 Jahren maß die Länge des Körpers nicht ganz 70 cm, soweit sich diese bei der großen Deformation des Skelettes feststellen ließ, und das Gewicht betrug 7,6 kg, was dem Gewicht eines $5\frac{1}{2}$ Monate alten normalen Kindes entspricht.

2. *Klinischer Befund*: Idiotia. Hypoplasia et Dyschondroplasia.

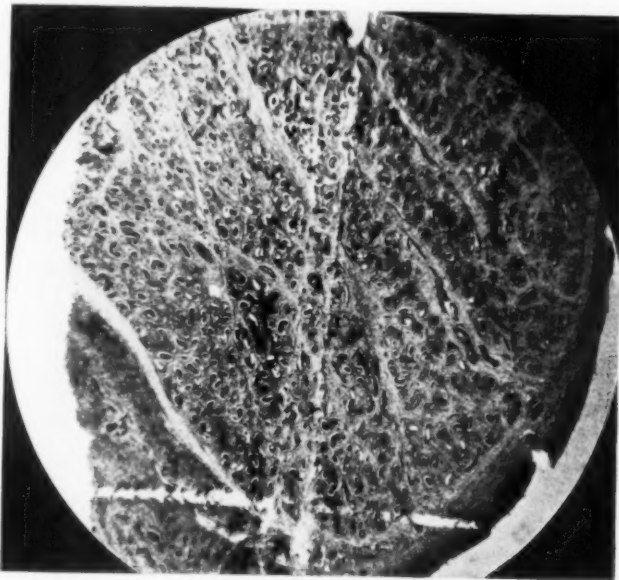


Abb. 7. Mikrophotographie des Hodens, die die unbedeutende Entwicklung des generativen Teiles in Form enger Kanälchen mit nicht differenzierten ungeschlechtlichen Zellen zeigt (Fall Schneider). (Photo Obj. I, Ok. IV.)

3. *Sektionsbefund*: Der tote Körper 67 cm lang, bei einem Alter von 7 Jahren und 9 Monaten. Der Penis auffallend klein, ausgesprochene Phimose. Die Hoden beiderseits im Hodensack, wie kleine Pferdebohnen groß, das Gewebe blaß. Das Gewicht des asymmetrischen Gehirns 1000 g. Hypophyse groß, Thyreoidea klein, Gewebe körnig und blaß. Die Nebenniere klein, intensiv gelb.

4. *Der mikroskopische Befund am Hoden*: In diesem Falle handelt es sich offensichtlich um hypoplastische Hoden, die in der Korrelation mit den übrigen endocrinen Drüsen unzweifelhaft in ihrer Entwicklung und Tätigkeit weit hinter der normalen Entwicklung geblieben sind. Zur Untersuchung erhielt ich beide Hoden, die sobald als möglich nach dem Tode in der *Zenkerschen* Flüssigkeit fixiert wurden; ein Teil von ihnen wurde in Paraffin, ein Teil in Celloidin eingebettet.

Wie der ganze Körper dieses Idioten, so zeigten auch die Gonaden Zeichen der Degeneration.

Die Hoden mit beiderseitiger Hydrocelie waren stark verändert und unterschieden sich durch die Größe. Der erste, größere, ist mehr bohnenförmig, etwa 13 mm lang, der zweite, kleinere, stark deformiert, etwa 7 mm lang. Die Epididymis hingegen ist beim kleineren Hoden verhältnismäßig groß und nimmt etwa die Hälfte des Hodens ein. Die Hüllen des Hodens sind sehr stark, und die Septula testis dringt vom Corpus Highmori in breiten Gewebebändern in das Hodeninnere, indem sie auf diese Art den generativen Teil in einzelne Abschnitte teilt. Bei schwacher Vergrößerung erkennt selbst der Anfänger, daß es sich um

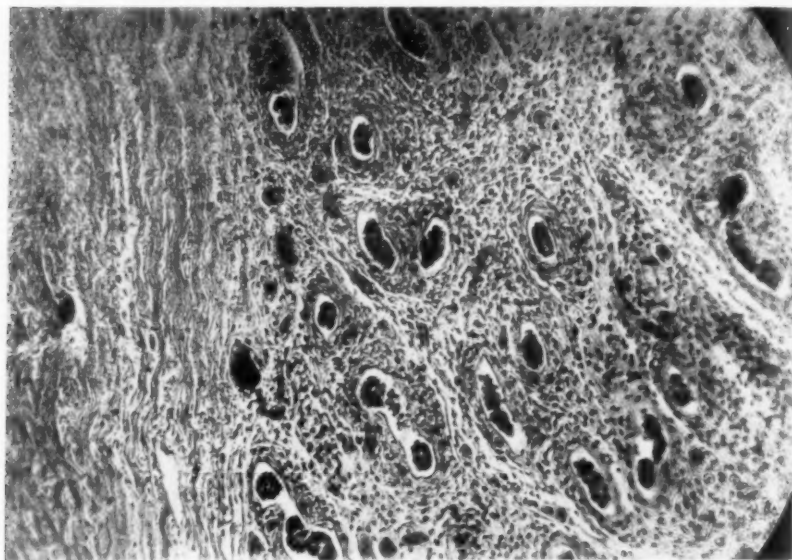


Abb. 8. Dasselbe Bild bei stärkerer Vergrößerung. Zwischen den verkümmerten samenbildenden Kanälen ist eine Fülle von Bindegewebe, das aus Fibroblasten besteht, vorhanden. Links auf dem Bild ungewöhnlich verdickte Tunica albuginea (Fall Schneider).

eine bedeutende Hypoplasie des ganzen Organes handelt. Besonders auffallend sind die Canali seminiferi, die sich in Gestalt nur wenig gewundener Schlingen, von einem dichten Gewebe fibroblastischer Zellen umgeben, vorfinden, und die ganz verschiedenartig vom normalen Fall den größeren Teil der Gonaden einnehmen (Abb. 7—11).

Die samenbildenden Kanälchen stellen hier nur Röhrchen von kleinem Durchmesser mit ganz dünner Wand dar, also das Gegenteil des im Falle Kreschl Geschehen. Zur Wand der Kanälchen reihen sich *Sertolische Zellen* in einer dichten Reihe, und bisher noch nicht unterschieden: mehr zum Mittelpunkt geschoben, liegen nur spärlich große Urgeschlechtszellen, auffallend durch den blassen sackartigen Kern mit wenig Chro-

matin (Abb. 9). Auf Grund dessen kann man diese Hoden mit einem sehr frühen Embryonalstadium vergleichen, freilich was den generativen Teil anbelangt. Soweit ich selbst Gelegenheit hatte, sie bei menschlichen Embryonen im 5. oder 6. Monate zu sehen, fanden wir den generativen Teil ganz gleich, ja sogar noch besser entwickelt, und er unterscheidet sich bloß dadurch, daß wir in der embryonalen Zeit zwischen den samenbildenden Kanälchen zahlreiche interstitielle Zellen vorfinden, wogegen hier die Räume zwischen den Kanälchen *ausschließ-*

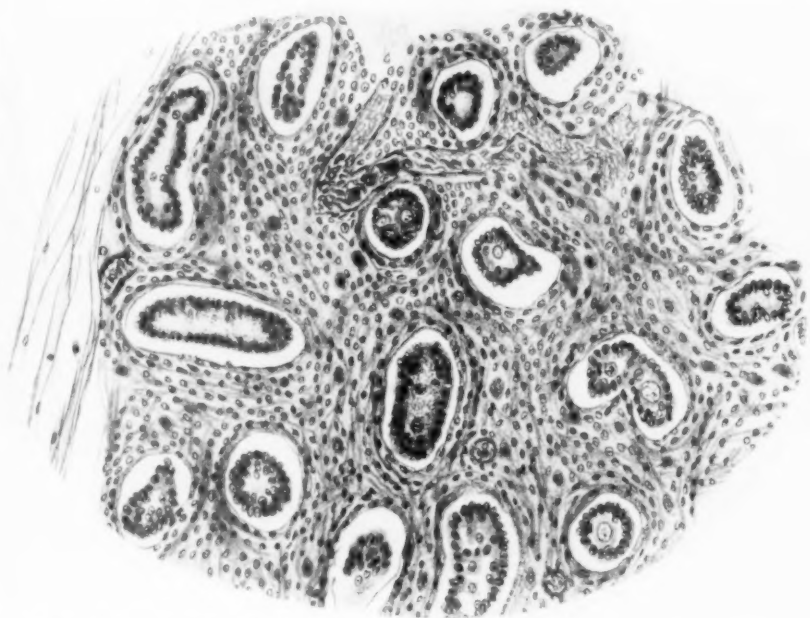


Abb. 9. Zeichnung nach dem Schmitte aus Schneiders Hoden. Die samenbildenden Kanäle enthalten in einer Reihe primitive Sertolische Zellen und daneben große, inmitten des Lumens primitive Spermatogonien. Im Bindegewebe zwischen den Kanälen zahlreiche Fibroblaste, zwischen denen wir hier und da sich dunkler färbende lymphoide Zellen sehen (Polyblaste).

lich mit fibroblastischem Material ausgefüllt sind. Nur an einem Ort fand ich eine Insel samenbildender Kanälchen, die in einem fortgeschritteneren Stadium sich befanden, d. h. ihr Lumen weit größer, die Geschlechtszellen in mehreren Schichten und die Kanälchen berühren sich beinahe, so daß wir zwischen ihnen nur engere Bänder fibroblastischen Gewebes sehen, wie dies der Fall bei Neugeborenen ist (Abb. 11).

Obzwar also nach der Entwicklung hin dieser Hoden auf sehr niedriger Stufe steht, kann trotzdem vom Interstitium in dem Sinne, wie wir es bei embryonalen Hoden des Menschen kennen, nicht die Rede

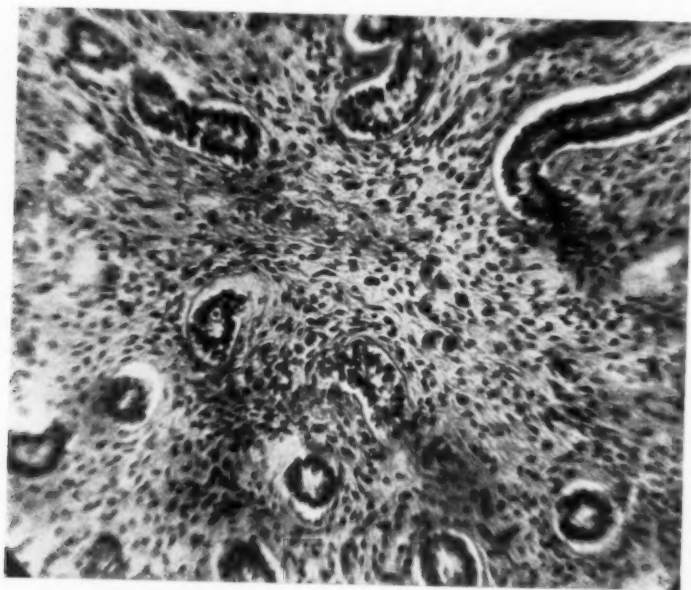


Abb. 10. Mikrophotographie (Fall Schneider), die das Gewebe zwischen den Kanälen bei starker Vergrößerung zeigt, in dem auf einzelnen Stellen dunkler gefärbte lymphoide Zellen stecken

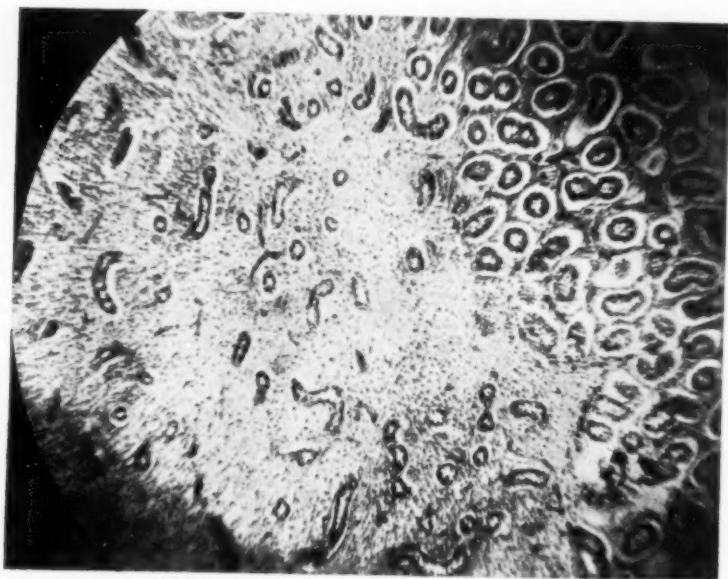


Abb. 11. Diese Abbildung veranschaulicht die unregelmäßige Entwicklung des generativen Teils im Hoden des Falles Schneider. Rechts die vollkommenen Kanäle als links.

sein. Im ganzen kann man nur so viel sagen, daß die Geschlechtsdrüsen dieses Idioten auf sehr niedriger Stufe stehen, und es scheint, daß sie in ihrer Entwicklung durch die Wirkung der Hormone einer der anderen endocrinen Drüsen aufgehalten wurden, die, wie bekannt, einen wichtigen Einfluß auf die normale Entwicklung der Hoden haben.

III. Eine Übersicht der Entwicklung des Interstitiums.

Bevor wir in die Auseinandersetzung der eigenen Befunde und Auffassungen eintreten, halte ich es für nötig, eine kurze Übersicht über die Morphologie des menschlichen Hodens auf Grund heutiger Kenntnisse zu skizzieren, und zwar von den jüngsten embryonalen Stadien bis in das späteste Alter, um ein gänzlich Bild über die wesentlichen Veränderungen zu gewinnen, und um die einzelnen Zustände, die im weiteren zur Besprechung kommen, besser zu verstehen.

Das Interstitium, soll es schon auf diesem oder anderem Wege entstehen, wird zweifellos sehr bald angelegt. Es wird nach *Minot* schon bei 10 cm langen Embryonen gut sichtbar.

Im Laufe der weiteren Entwicklung nehmen die interstitiellen Zellen an Zahl zu, so daß sie im 4.—5. Monate des embryonalen Lebens bis drei Viertel des gesamten Inhalts der Geschlechtsdrüse ausfüllen können. Zu dieser Zeit sind die Geschlechtszellen groß, elliptisch, oder, wo mehrere zusammengeballt sind, polygonal, und es beginnen in ihnen Stoffe zu erscheinen, die nach mikrochemischen Reaktionen fettiger Natur sind. *Thaler* betrachtet jene Stoffe als Fettsäuren oder ihre Derivate. Insofern ich selbst bei diesen frühen Stadien die chemischen Reaktionen auf Fette verfolgen konnte, zweifle ich nicht daran, daß sie ganz anderer Art sind als beim erwachsenen Menschen. Das zeugt dafür, daß es sich hier entweder um ganz andere chemische Stoffe oder um vollkommen neu entstehende interstitielle Zellen handelt; dieser Gedanke wurde schon von einigen Autoren ausgesprochen, und ich werde denselben auch in dem folgenden Kapitel vertreten und im Detail erörtern.

Der generative Teil des Hodens hat in diesen zeitigen Stadien schon ein gut entwickeltes System samenbildender Kanälchen von dünnen Wänden, an die sich bisher nicht differenzierte ungeschlechtliche Zellen in einer Schicht angliedern. Im Laufe der weiteren Entwicklung differenzieren sich zahlreiche *Sertolische* Zellen mit kleinem Kern, der mit reichem Chromatin versehen ist, und an diese gliedert sich eine weitere Zellschicht, die mehr in das Kanalinnere eindringt, an Zahl geringer, und in Gestalt großer auffallender Zellen mit säckchenartigem chromatinarmen Kern und in diesem Zustande uns die primären Spermatogonien darstellt. Das Fett kann man in dieser Zeit laut einigen Autoren auch intratubulär finden.

Später, infolge der weiteren intrauterinen Entwicklung, geht nun das Wachstum des generativen Teiles des Hodens auf Kosten des Interstitiums vor sich. Die Kanäle werden mächtiger, ihr Lumen vergrößert sich, so daß bei der Geburt eines Kindes die Wände der einzelnen Kanälchen schon ziemlich nahe beieinander gelegen sind und wir zwischen ihnen nur sehr wenig interstitielle Zellen vorfinden. Etwa demselben mikroskopischen Bild begegnen wir beim gesunden normalen Neugeborenen. Aber in einer ganzen Reihe von Fällen, wie sie uns die Autoren zeichnen und beschreiben und ich selbst Gelegenheit hatte, sie zu verfolgen, sind die Kanäle nach der Geburt noch nicht gut entwickelt und in den Zwischenräumen zwischen ihnen finden wir viele Grundzellen und auch eigentliche interstitielle Zellen eingelagert. Das ist gerade jener Fall, der sehr oft mit der gesamten Zurückgebliebenheit des Körpers zusammenhängt, die ich oben erwähnte; während dieses Zustandes unterliegen solche Kinder als Minderwertige sehr leicht Infektionskrankheiten.

Auf der Stufe der Entwicklung, die wir beim normalen Neugeborenen finden, bleibt der Hoden grundsätzlich auch während des ganzen Kindesalters. Nur in den samenbildenden Kanälen ballen sich die *Sertolischen* Zellen und primären Spermatogonien mehr zur Wand der Kanäle, und es entsteht innen ein Lumen. Während dieser Zeit finden wir in ihnen besondere Gebilde, sog. *Lubarschsche* Kristalle, von unbekannter Funktion. Knapp vor der Pubertät, nach Angabe einiger Autoren, beginnt ein wiederholtes Vermehren der interstitiellen Zellen, obzwar weitaus nicht in dem Maße, wie wir es in der Embryonalzeit gesehen haben.

Die Zeit der Geschlechtsreife zeigt sich schon äußerlich an der Gonade durch die rasche Vergrößerung, die durch die Vermehrung der samenbildenden Kanälchen entsteht, deren Lumen während dieser Zeit sich rasch erweitert: demzufolge legen sich die Wände knapp aneinander, innerhalb der Kanälchen beginnt dann eine reichliche Spermatogenese. Die interstitiellen Zellen sind in der Zeit selten, obzwar die Meinungen der Autoren, was die Zahl und ihre Menge anbelangt, sehr verschieden sind. Es scheint, daß das Entscheidende hier der Gesamtzustand des Körpers sein wird, ob normal oder pathologisch, aber die Mehrzahl der Anschauungen neigt dazu, daß die interstitiellen Zellen in der Zeit von Beginn der Pubertät rasch abnehmen. In jener Zeit finden wir zahlreich Fett intratubulär, hauptsächlich in den *Sertolischen* Zellen, das hier für die Ernährung der sich bildenden Spermien bestimmt ist. Aber nach einiger, bestimmter Zeit einer regen Geschlechtstätigkeit zeigen diese Fetttropfen nach der Einwirkung der Osmiumsäure eine auffallende Vacuolisation; diese Erscheinung nimmt mit dem Alter zu, wogegen die Fetttropfen in den später auftauchenden interstitiellen Zellen, was etwa nach dem 20. Jahre beginnt (wenn diese Zellen wiederum häufiger er-

scheinen), immer nach dieser Reaktion eine homogene Struktur aufweisen. Darin sehen wir also schon *einen starken Unterschied zwischen beiden Fettarten*.

Ungefähr nach dem 20. Jahre beginnt in den interstitiellen Zellen des Hodens neben dem Fette auch ein Pigment von gelber bis brauner Farbe zu erscheinen, das in die Gruppe der Lipofuch sine, d. i. eine Gruppe fettiger Pigmente, von denen später die Rede sein wird, gehört. Mit zunehmendem Alter mehren sich nicht nur die interstitiellen Zellen, sondern auch das Pigment häuft sich hier mehr an, so daß das Interstitium auf den Schnittflächen farbige Inseln bildet, die selbst beim mikroskopischen Betrachten nach der Färbung zu sehen sind. Die Spermatogenese befindet sich aber selbst in diesem Stadium in normalem Gange.

Beiläufig mit dem 55. Jahre beginnt allmählich die Gerasis, d. i. die Senescenz aller Hodengewebe, die sich wie eine allmähliche Involution äußert, die in einigen Fällen mit gänzlicher Gewebsatrophie endigt. Diese Vorgänge gehen manchmal rascher vor sich, ein andermal ganz langsam, was ganz individuell ist, so daß auch im 90. Jahre Fälle von Spermatogenese bekannt sind. Die Degenerationsvorgänge in senescenten Hoden sind schon an der dicker gewordenen Tunica albuginea sichtbar und hauptsächlich an den bedeutend stärker gewordenen Wänden der samenbildenden Kanälchen, was eine Verkleinerung des Lumens und infolgedessen des ganzen Hodens zur Folge hat. *Spangaro* unterscheidet im ganzen zwei Arten von Degeneration, die ein bestimmtes mikroskopisches Bild des Hodens charakterisiert:

I. *Der normale senile Hoden*, der sich grundsätzlich nicht viel von einem normalen in voller Tätigkeit unterscheidet. Nur die Wände der Kanälchen werden dicker, wobei sich der ganze Kanal verengt, weshalb sich dann die Räume zwischen den Kanälen vergrößern. Die Spermatogenese hört ganz allmählich auf, und die frei werdenden Geschlechtszellen verschiedener Entwicklungsstadien lösen sich aus dem Bande der anderen und von den Wänden der Kanäle los und wandern in die Tubuli recti und von hier aus weiter nach außen. So einen Zustand des Hodens finden wir manchmal im spätesten Alter.

II. *Ein andermal beginnt im senescenten Hoden der Zustand der sog. senilen Atrophie*. Der Hoden wird dabei bedeutend kleiner, so daß er oft nicht mehr wiegt als jener eines 12—13jährigen Knaben. Wir unterscheiden drei Stufen seniler Atrophie, die sich nach der Menge, und dem Zustand der geschlechtlichen Zellen in den samenbildenden Kanälchen richtet. Die *Sertolischen* Zellen und Spermatogonien, die den Kanalwänden eng anliegen, nennen wir a) *senilen Teil* oder anliegenden Kanalteil, wogegen die Spermatocyten I und II, Spermatiden und Spermien, b) *den mobilen oder freien Teil* der samenbildenden Kanälchen

bilden. Nach dem Verhältnis dieser beiden Teile unterscheiden wir verschiedene Stufen von Atrophie:

Erster Grad der Atrophie: Die Spermatogenese hört auf; es beginnt die Reduktion des Kanalinhaltes dadurch, daß der mobile Teil der Geschlechtselemente, d. h. Spermatoocyten — Spermatiden und Spermien — verschwindet. Die Wand der Kanälchen wird stärker und wölbt sich hier und da aus in Gestalt von Lappen, die *Spangaro Hernien* nennt. Die Fettdegeneration greift alle Gewebe des Hodens an und in dem sich mehrenden Interstitium lagert sich zahlreich Pigment ab. Gleichzeitig vermehren sich auch *Reinkes* und die *Charcot-Leydig*-schen Kristalle.

Zweiter Grad der Atrophie schreitet fort, und zum Schluß bleibt in den Kanälchen nur der senile Teil der Geschlechtszellen, das sind die Spermatogonien und die *Sertolischen* Zellen. Dabei schreitet das Dickerwerden der Kanalwände fort und das Lumen verkleinert sich.

Dritter Grad der Atrophie: Nach Loslösung des senilen Teiles werden die Geschlechtszellen fortgeschwemmt. Das Lumen der Kanäle leert sich und schließt sich auch bis auf eine kleine Fuge. Die Kanalwand erreicht eine maximale Dicke und verändert sich infolge der hyalinen Degeneration in eine gelatinöse Schicht, in der wir hier und da einzelne Wandermastzellen begegnen, die bis in das Kanalinnere eindringen können.

Neben dieser grundsätzlichen Veränderung im generativen Teil des Hodens verfallen auch die anderen Gewebe der Degeneration. Die Wände der Gefäße werden dicker, es beginnt die Sklerose und hyaline Degeneration. Ähnlich degenerieren auch die Bindegewebszellen. Demgegenüber mehrt sich die Zahl der interstitiellen Zellen, und in ihrem Körper lagert sich zahlreich Pigment ab. Stellenweise degenerieren auch diese, und das frei gewordene Pigment lagert sich in den Fugen ab, die nach ihnen zwischen den Bindegewebszellen entstehen. Die meisten interstitiellen Zellen finden wir hauptsächlich dort, wo bis nun atrophische Kanälchen sind, oder wo die Degeneration in vollem Gange ist, andernorts schwinden sie und dort begegnen wir nur Mastzellen. Im ganzen kann man, nach der Ansicht von *Koch*, von dem Verhältnis der Degeneration im Hoden und dem Auftreten von interstitiellen Zellen sagen, daß die *Atrophie des generativen Teiles eine primäre Erscheinung ist, und die Vermehrung der interstitiellen Zellen sowie die Ablagerung des Pigmentes eine sekundäre Erscheinung*, was für meine Ausführungen vom Entstehen des Interstitiums von großer Wichtigkeit ist.

Daraus ist ersichtlich, daß gerade jene Degeneration des geschlechtlichen Teiles des Hodens die Bildung der interstitiellen Zellen zur Folge hat, denen dabei nötigerweise eine bestimmte Wirkungsweise zugehören muß, wovon später ausführlich die Rede sein wird. Der Fettgehalt

vermehrt sich im Laufe aller drei Stadien der Atrophie höchstwahrscheinlich infolge einer Störung im Stoffwechsel und bedeutet dieselbe Erscheinung wie die eigentliche Fettdegeneration. Auf die ganze Entwicklung des Hodens, wie ich sie kurz beschrieben habe und die sich in die Einzelheiten schön verfolgen läßt, was die senile Atrophie mit allen Graden im Falle Kreschl anbetrifft, wie ich vorne anführte und danach auch die Angaben der Literatur wesentlich ergänzte, haben natürlich auch verschiedene Umstände Einfluß, hauptsächlich Krankheiten. Auch in dieser Richtung wurde viel gearbeitet. Es ist bekannt, daß akute Erkrankungen keine besonderen Veränderungen in der gesamten Zusammensetzung der Gonaden hervorrufen. Dafür können chronische Krankheiten oder dauernde Vergiftungen das mikroskopische Bild der Geschlechtsdrüse merklich verändern. In solchen Fällen, während der generative Teil abnimmt, vermehrt sich manchmal das Interstitium bedeutend und (das Wichtigste für uns) es enthält stets viel Fettstoffe und Pigment. Gerade aus diesem Grunde führe ich weiter an, daß die Genesis dieser Zellen verschieden ist vom normalen Interstitium, das wir hauptsächlich in der embryonalen Zeit vorfinden, selbstverständlich wenn auch in Zukunft die Ansicht gültig bleibt, daß das embryonale Interstitium ein Derivat der ungeschlechtlichen Zellen ist.

Zu dieser Ansicht wurde ich geleitet durch sorgfältige Beobachtung verschiedenen Materials hauptsächlich pathologischer Hoden aus den zwei oben erwähnten Fällen, an erster Stelle aus dem Fall Kreschl und auch einiger normalen alternden Hoden.

IV. Eigene Beobachtungen an dem Interstitium.

Die interstitiellen Zellen, welchen wir in alternden Hoden und auch im Falle Kreschl begegnen, sind schon nach den zahlreichen Pigmentgranula, mit denen ihr Körper manchmal ganz vollgestopft ist, sichtbar, so daß man nicht einmal gut den Kern sehen kann. Diese Pigmentgranula haben an lebenden oder nicht gefärbten Präparaten eine gelbe oder braune Farbe und zeigen eine verschiedene chemische Affinität zu den Farbstoffen, wie ich später zeigen werde. Diese Zellen sehen wir entweder einzeln in den Räumen zwischen den hyalin degenerierten collagenen Fibrillen, oder sie bilden Gruppen mehrerer Zellen, sogar bis zu ganzen Knoten, die schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar sind. Stellenweise finden wir sie rund um die Gefäße angehäuft, zu deren verdickten Wänden sie sich knapp anlegen — obzwar diese Erscheinung keine Regel bildet, wie wir manchmal in der Literatur lesen. Die größte Menge dieser Zellen finden wir aber dort, wo die Degeneration in vollem Gange ist (siehe Abb. 4). Wo die Atrophie schon das dritte Stadium erreicht hat, d. i. die samenbildenden Kanälchen sich geschlossen haben infolge einer Verdickung ihrer Wände — nachdem sie ihren Inhalt gänz-

lich entleert haben —, dort degenerieren und verschwinden auch die interstitiellen Zellen, und wir finden nach ihnen bloß verstreute Pigmentkörnchen oder kleine Räume, die mit kleinen Körperchen ausgefüllt sind, und hier und da auch Mastzellen oder auch die übriggebliebene interstitielle Zelle, die mit Pigment angefüllt ist.

Was die Form anbelangt, sind die Zellen entweder oval oder, wo ihrer mehr zusammengeballt sind, ein wenig polygonal. Wenn wir die interstitiellen Knoten näher verfolgen, finden wir in ihnen Zellen von verschiedener Größe, und zwar ganz kleine, beinahe ohne Pigment mit chromogenem Plasma in engem Streifen, nur rund um den intensiv gefärbten Kern, und andere zahlreiche, fortschreitend größere, bei denen mit zunehmender Größe sich auch mehr Pigment anhäuft, das in größere Kernchen zusammenfließt. Ähnlich wird dabei auch der Kern größer, aber er färbt sich mehr diffus, bis er zuletzt mit der Zelle der Degeneration verfällt und das Pigment frei wird (Taf. II, Abb. 3—24). Sonst unterscheiden sich diese interstitiellen Zellen nicht durch die morphologische Form von jenen Angaben und Bildern, wie sie uns verschiedene Autoren in ihren Arbeiten auf normalem und pathologischem Material zeichnen. Nur hinsichtlich der Zahl scheint es, daß sie im Fall Kreschl zahlreicher sind als im entsprechenden normalen Falle, weil es sich, wie aus dem oben gesagten ersichtlich ist, um einen besonderen Fall einer allgemeinen Degeneration, die außerdem noch durch einen abnormalen Geisteszustand bedingt ist, handelt.

Indem ich spezielle Methoden zur Färbung benutzte, um die verschiedenen Hodengewebe und ihre Eigenschaften detail zu studieren, wendete ich meine Aufmerksamkeit in erhöhtem Maße den interstitiellen Zellen eigentlich erst nach Anwendung der Methoden zur Bestimmung des Vorhandenseins des Fettes und ihm verwandter Stoffe zu, von denen ich in der Einleitung gesprochen habe und mittels derer ich nicht nur zahlreiche intratubuläre Fettkörnchen, die hier zahlreiche Degenerationsvorgänge begleiten, gefärbt habe, sondern auch die Pigmentkörnchen im Inhalte der interstitiellen Zellen. Der Blick auf ein so gefärbtes Präparat, z. B. mit Scharlachrot (Taf. II, Abb. 24) oder mit dem Sulfat des Nilblau, bietet zwar ein sehr buntes Bild, bringt uns aber in Verlegenheit, wie die Fette von den Pigmenten zu unterscheiden sind.

Auf der anderen Seite aber hat mich dieser Umstand zur notwendigen Schlußfolgerung geführt, daß die Fette in den Kanälchen und die Pigmente im Interstitium chemisch verwandt sein müssen. Bisher fand ich in keiner Arbeit vom Interstitium, soweit ich sie in die Hände bekam, eine Abhandlung über Pigmente. Dasselbe gilt aus denselben Gründen auch von den Fetten und ihnen verwandten Stoffen, mit denen wir beim Hoden während der ganzen Entwicklung in verschiedenen Lebensphasen zusammentreffen. Wir lesen immer nur Erwähnungen,

daß in dem und dem Stadium die interstitiellen Zellen entweder Fett oder Pigment enthalten, aber den Erklärungen vom Ursprung und von den Stoffen selbst weicht jeder Autor aus. *Friedmann* schließlich betrachtet alles, was sich durch die Osmiumsäure reduziert, als Fett, obgleich er dies selbst nicht glaubt, wie er unter dem Strich erklärt, um sich zahlreicher Schwierigkeiten zu entledigen.

Darum interessierte mich die Frage des Chemismus des in den interstitiellen Zellen enthaltenen Pigmentes um so mehr, und da ich wenigstens zum Teil die chemische Natur dieser Stoffe im Interstitium senescenter Hoden kennen lernen wollte, benutzte ich verschiedene mikrochemische Methoden, auf Grund deren ich zu folgenden Resultaten gelangt bin.

In erster Linie handelt sich es mir um die Feststellung, ob die Pigmente interstitieller Zellen nicht verwandt sind oder nicht unmittelbar zwischen die sog. Lipochrome gehören. Aber auf Grund der spezifischen Reaktion, d. i. konzentrierte Schwefelsäure, wonach sich die Lipochrome blau färben, fand ich, daß unsere Pigmente in eine andere chemische Gruppe gehören, da sie diese Reaktion nicht geben. Übrigens finden wir die Lipochrome normal überhaupt sehr selten im menschlichen Körper, und das in den Luteinzellen. In pathologischen Zuständen können sie sich auch anderweitig, z. B. in der Leber usw., vorfinden, aber in verhältnismäßig unbedeutender Menge.

Die Lipochrome treffen wir meistens im Pflanzenreiche an.

Darum wendete ich meine Aufmerksamkeit den weiteren Pigmenten zu, mit denen wir meistens beim tierischen und menschlichen Körper zusammentreffen. Es sind dies hauptsächlich zwei Gruppen, wie sie *Hueck* in seiner Arbeit auf Grund rein mikrochemischer Reaktionen beschreibt. Nach dieser Arbeit und auf Grund meiner Erfahrungen auf diesem Gebiete erachte ich es als sicher, daß man die Pigmente nicht nur auf morphologischer Grundlage klassifizieren kann, aber immer nur nach ihrer chemischen Natur, die sich nach gewissen chemischen Reaktionen äußert. Danach unterscheiden wir zwei große Gruppen menschlicher Pigmente:

1. In die erste Gruppe gehören sog. hämoglobinogene Pigmente, das sind *Hämosiderin* und *Hämatoidin*, die aber, wie bekannt ist, nicht die Fettreaktion geben und somit nicht einmal in unsere Gruppe gehören.

2. Der zweite Teil der Pigmente, sog. autochthone Pigmente, die am ausgedehntesten im menschlichen Körper sind. Hierher gehört vor allem die Gruppe von Pigmenten fettiger Natur (Fettpigmente oder Abnutzungspigmente), die sich in Tröpfchenform in Granula gelber oder bräunlich-gelber Farbe zeigen, und dann die Gruppe sog. Melanine in Gestalt von Nadeln oder braunen Körperchen. Diese letzten zwei Pigmentarten sind manchmal morphologisch sehr ähnlich, ja zeigen sogar auch einige chemi-

sche Reaktionen gemeinsam (sie blassen nach Einwirkung von Wasserstoffdioxid gleich aus, werden nach sekundärer Osmierung schwarz, ändern sich weder in Säuren noch in Alkalien usf.). Aber trotzdem kann man sie voneinander unterscheiden, wenn wir auf sie eine Lösung von Silbernitrat einwirken lassen, wobei die Melanine schwarz werden; die vorhergehenden Fettpigmente ändern sich hingegen nicht viel. Diese, sowie auch andere verschiedene chemische Reaktionen, mittels welcher wir beide Pigmente voneinander unterscheiden, sind das Ergebnis einer verschiedenen chemischen Herkunft und darum auch Zusammensetzung. Die Melanine entstehen durch Veränderung und Zerfall von Eiweiß, wogegen die Fettpigmente höchstwahrscheinlich aus verschiedenen Lipoiden entstehen. Es sind Fälle bekannt, wo diese beiden Arten des Pigmentes in einer Zelle sind, wodurch die Diagnose bedeutend erschwert ist.

Indem ich verschiedene mikrochemische Methoden geprüft habe, stellte ich fest, daß das im atrophischen Hoden von Kreschl und in anderen seneszenten Hoden enthaltene Pigment in die Gruppe der *Fettpigmente*, nach Hueck *Lipofuscine*, gehört. Diese Farbstoffe sind am ausgebreitetsten im menschlichen Organismus und gehören zu den ganz normalen Erscheinungen, häufen sich aber im Alter auf, wie man schon makroskopisch an einzelnen Organen sehen kann; davon stammt auch ihr deutscher Name: Abnutzungspigmente. Wir treffen sie nicht nur im Hoden, sondern auch in den Ganglienzellen, in der Leber, Niere, Herz, Thymus, Knorpel, wo sie überall die deutlich braune oder diffus marmorierte Färbung bewirken, wie uns die Schnittflächen der einzelnen Organe aus dem Fall Kreschl schön illustrieren. Dabei ist es freilich schwer, die genaue Grenze oder die Zeit, wann dieses Pigment sich in den einzelnen Organen zu häufen beginnt, festzulegen. Das wird abhängig sein von sehr verschiedenen Zuständen des Körpers, und gerade aus diesen Gründen finden wir verschiedenartige Daten auch vom ersten Ursprung der Pigmentzellen im menschlichen Hoden. Ähnliche Pigmente sind, wie ich erwähnte, in den Ganglienzellen, in denen sich das Pigment bald, sogar schon im ersten Jahre unseres Lebens, zu häufen beginnt, wie manche Autoren anführen, und mit dieser Zeit altert eigentlich schon unser Organismus.

Durch den Einfluß verschiedener Krankheiten nimmt das Lipofuscin zu oder reduziert sich auf der anderen Seite. Dort freilich, wo es sich schon einmal stark angehäuft hat, wird es sich auch schwerlich entfernen. In manchen Fällen habe ich aber beobachtet, daß nach dem Zerfalle der interstitiellen Zellen die freigewordenen Pigmentgranula sich in den lymphatischen Wegen befinden, mittels deren sie abgeführt werden.

Diese Fettpigmente, genannt Lipofuscine, gelang es bisher nicht, zu analysieren, und darum kann man von ihnen, gleichwie von den anderen,

immer nur im allgemeinen Sinne reden, und man kann weder etwaige definitive Schlüsse von der Entstehung oder der physiologischen Bedeutung ziehen, noch weniger aber vom rein morphologischen Gesichtspunkte. Das Schlußwort wird auch hier wiederum der Biochemie obliegen. Wie ich aber auf Grund zahlreicher mikrochemischer Reaktionen festgestellt habe, herrscht kein Zweifel darüber, daß die Pigmente im Interstitium senescenter Hoden fettiger Beschaffenheit sind und *nicht* zu den Lipochromen gehören. Diese Pigmente entstehen laut den Ansichten der Mehrzahl von Chemikern durch einen Zerfallsprozeß verschiedener Lipotide. Wie nun aber die Gruppe der Lipotide einen verschiedenen chemischen Charakter zeigt, werden natürlich auch die Lipofuscine, die von ihnen abgeleitet sind, chemisch verschieden sein, obwohl sie in der Grundstruktur etwa dasselbe Gepräge haben werden. Von diesem Gesichtspunkt aus muß man auch auf die Lipofuscine der verschiedenen Organe mit verschiedenartiger physiologischer Tätigkeit, wie Leber, Gehirn, Nieren usw., schauen und sie danach auch beurteilen.

Interessant ist die chemische Affinität dieser Lipofuscine zum Sulfat des Nilblau, Neutralrot, Magenta (Fuchsin) u. a., was darauf hindeutet, daß sie selbst *sauren Charakter* haben, d. i. uns chemisch eine Gruppe von Fettsäuren vorstellen, die durch Oxydation ihr Aussehen in braun gefärbte Verbindungen ändern. Natürlich sind diese Fettsäuren nur selten in reinem Zustand, und in der interstitiellen Zelle spielt sich ununterbrochen eine chemische Umwandlung ab, die durch verschiedene äußere und innere Umstände hervorgerufen wird. Nach dieser Seite hin erinnert mich dieses fettartige Lipofuscin bis zu einem gewissen Maße an eigenartige fuchsinophile oder *Russelsche Körperchen*, die wir im Körper sog. Plasmazellen finden, die den interstitiellen Zellen nahe verwandt sind, wie wir gleich im nachfolgenden sehen werden und wie sie unsere schematische Textabb. 12 (Nr. 7 u. 8) zeigt. Diese Körperchen zeigen auch hinsichtlich ihrer Genesis, Gestalt und chemischen Reaktion viele ähnliche Kennzeichen mit unseren Pigmentkörnern. Die Entstehung dieser Körnerchen leiten *Pelagatti*, *Marschalko* u. a. aus hyaliner Degeneration eines Teiles der Plasmazellen ab. *Miller* betrachtet diese *Russelschen Körperchen* auf Grund mikroskopischer Reaktionen als hyalin degeneriertes Granoplasma der Plasmazellen; meiner Ansicht nach scheint mir diese Auffassung annehmbarer.

Diese Plasmazellen mit ihren *Russelschen Körnern* führten mich auf den Gedanken, auch die anderen Wanderzellen näher zu studieren, die *Maximor* und nach ihm auch andere hauptsächlich auf Grund der vitalen Färbung in eine genetische Reihe zusammenfassen und ihr Verhalten bei verschiedenen physiologischen und eventuell pathologischen Zuständen zu prüfen und auf Grund dessen eine Parallele zwischen ihnen und den interstitiellen Zellen im senescenten Hoden zu ziehen.

Beim Studium des Pigments in den interstitiellen Zellen fällt stark ins Gewicht die früher oft schon erwähnte Tatsache, nämlich das Alter des Individuums, während dessen auch die Fette sich im ganzen Körper wesentlich ändern. Dafür zeugt auch die Methode zur Feststellung des Fettes mittels des Sulfates von Nilblau, mit dem sich die Fettsäuren immer intensiv blau färben, aber stellenweise, wo sich schon die teilweise Umwandlung der Fette vollzieht, finden wir nach der nämlichen Methode neutrale Fettropfen, die sich metachromatisch schön rosa färben. So gefärbte neutrale Fette finden wir hauptsächlich intratubulär, wo sie bei der Fettdegeneration des generativen Teiles in den samenbildenden Kanälchen entstehen. Daneben aber finden wir diese metachromatisch rot sich färbenden Fette stellenweise auch in den interstitiellen Zellen neben den eigentlichen Fettsäuren, die das Wesen der Lipofuscine bilden. Es ist also möglich, daß diese metachromatisch sich zeigenden Fette hier nur Reste der ursprünglichen Fettreserve von neutralen Eigenschaften sind, oder hierher von außen auf phagocytärem Wege gelangen, um hier durch Assimilationsvorgänge nach Bedarf in andere Fettverbindungen umgewandelt zu werden.

So ist es also möglich, den Ursprung dieser Fettpigmente — Lipofuscine — allgemein auf zweierlei Arten zu erklären: entweder entstehen sie in den interstitiellen Zellen metabolisch, d. i. durch innere Tätigkeit des Protoplasmas, das sie aus eigener Kraft aus verschiedenen abweichenden oder verwandten Stoffen aufbaut, welche in die Zelle aus der Umgebung eindringen, oder durch Infiltration langsam den Inhalt der Zelle ausfüllend. In unserem Falle neige ich mehr der ersten Auffassung zu. Es scheint mir, daß *diese interstitiellen Zellen verschiedene Zerfallsprodukte aus den umliegenden Geweben, die toxisch wirken, transformieren, in ihren Körpern aufnehmen und hier zu unschädlichen Verbindungen — Pigmenten — umwandeln*, wovon sogleich näher die Rede sein wird bei der Besprechung von der physiologischen Tätigkeit des Interstitiums im senescenten Hoden.

V. Der Ursprung des Interstitiums im senescenten Hoden.

Schon im allgemeinen Teile führte ich an einigen Stellen an, daß die Ansichten verschiedener Autoren von Ursprung und Bedeutung des Interstitiums stark differieren; wir finden hier oft ganz entgegengesetzte Auffassungen. Wenn wir vom Interstitium verschiedene Gesichtspunkte erwägen, die ich vorn genauer hervorgehoben habe, kommen wir zum Schlusse, daß hier zwei Eventualitäten möglich sind, was das morphologische Wesen der interstitiellen Zellen des Hodens anbetrifft:

I. Entweder besteht das Interstitium eines jeden einzelnen Organismus nur aus *einer Art genetisch ganz übereinstimmender Zellen*, die sich in den Hoden durch das ganze Leben aufbewahren, indem sie

sich nach Gebrauch in einzelnen Phasen des Lebens, was die Form und Zahl anbetrifft, ändern. Dabei liegt es uns nicht so sehr an ihrem Ursprung, wie an der eigentlichen physiologischen Funktion, die sie im Leben des Organismus spielen.

2. Die zweite Möglichkeit ist die, daß das in der embryonalen Zeit entstandene Interstitium, ob nun auf diesem oder jenem genetischen Wege, nicht homolog ist mit jenem, das wir in der Zeit nach der Pubertät und hauptsächlich in seneszenten Hoden finden. Diese zweite Anschauung vertreten z. B. Bouin und Ancel u. a., die in ihren Arbeiten zwei Arten genetisch ganz verschiedener interstitieller Zellen bei der Entwicklung der Pferdehoden unterscheiden. In der embryonalen Zeit und in der Jugend bis zur geschlechtlichen Reife erscheinen hier große interstitielle Zellen in großer Anzahl, genannt Xantochrome, die durch Umwandlung der urgeschlechtlichen Zellen entstanden sind und die sogleich schwinden, sobald die eigentliche Spermatogenese beginnt. An ihrer Stelle bilden sich große lymphatische Knoten, von denen sich Zellen ablösen und die Grundlage zu einem neuen, zweiten Interstitium bilden, das dann dauernd im Hoden bleibt.

Einer ganz ähnlichen Ansicht von der Genesis der sekundären Zellen ist auch Moraux. Seine Studien nahm er ebenfalls an den Hoden des Pferdes vor und fand, daß ungefähr im 10.—15. Monate aus dem Blute lymphoide Zellen hervortreten, die im Hoden zu lymphatischen Knoten mit einer lichterem inneren Zone zusammentreten, in der man zahlreiche Mitosen sehen kann, also irgendein Keimzentrum, aus dem immer neue Zellen, Lymphoblasten genannt, entstehen. Mit der Zeit bilden sich aus ihnen Lymphocyten, in kleinerem Maße auch Leukocyten, die in Streifen in das umliegende Gewebe eindringen und sich hier ungefähr im 20.—28. Monate des Alters in wirkliche interstitielle Zellen mit allen uns bekannten Kennzeichen und Eigenschaften umwandeln. In der weiteren Zeitfolge wächst der Leib dieser Zellen, und im Plasma kann man zwei verschiedene Schichten unterscheiden: um den Kern eine dunklere und an der Zellperipherie eine lichtere, mit zahlreichen Sekretgranula oder Vacuolen.

Beim Studium des Interstitiums wurde bis jetzt noch nicht näher auf eine Sache hingewiesen, nämlich, daß wir im ganzen zwei Gruppen von Männchen im Tierreiche haben, von denen eine, wie der Mensch, Hund, die Huftiere u. a., wenn sie geschlechtlich gereift sind, die Spermatogenese während der ganzen Zeit ihrer geschlechtlichen Reife in vollem Gange haben, d. i. der generative Teil ändert seinen Charakter nicht wesentlich bis ins späteste Alter. Gleicherweise sind auch die interstitiellen Zellen, die vor der Pubertät beinahe verschwunden sind, während der Zeit der vollen geschlechtlichen Tätigkeit bei den obenerwähnten Gruppen der Tiere und beim Menschen in verschwindender Zahl an-

wesend; über ihren Ursprung gehen die Ansichten der Autoren auseinander, wie bereits in der Einleitung angeführt wurde. Erst wenn gewisse Störungen im Hoden als eine direkte Folge einer fortgeschrittenen Cytomorphose beginnen, die bei manchem Individuum sehr bald anfangen können (schon nach dem 20. Jahre, freilich in unbedeutendem Maße), beginnen deutlich auch die interstitiellen Zellen hervorzutreten, in denen sich dann das Pigment langsam anhäuft, das ich mikrochemisch als Lipofuscin charakterisiert habe. Indem die Spermatogenese im seneszenten Hoden auf einer Seite stockt, nimmt die Zahl der interstitiellen Zellen mit zahlreichem Pigment mit der Zeit zu. Das Vermehren dieser Zellen ist auch, wie zahlreiche Arbeiten beweisen, unterstützt durch verschiedene Krankheiten, hauptsächlich chronische und schleppende Vergiftungen. Aus dem ist ersichtlich, daß das Interstitium bei dieser Gruppe von Tieren in der Zeit der Geschlechtsreife und vollen Tätigkeit (falls überhaupt eines erhalten ist, und sei es welchen Ursprungs immer) im Leben jenes bestimmten Wesens eine *untergeordnete Rolle* spielen wird und sich erst mit zunehmendem Alter häuft und physiologisch im alternden Organismus zur Geltung kommt, wie später angeführt wird.

In die zweite Gruppe der Männchen gehört eine Reihe von Tieren mit sog. saisonem Dimorphismus der Hoden, den uns genauer *Tandler*, *Grosz* und *Lécaillon* beim Maulwurf beschrieben haben, der im Wesen darin besteht, daß der Hoden im Jahre zwei Stadien durchmacht, d. i. 1. das *Ruhestadium*, in dem die Spermatogenesis aufhört, die samenbildenden Kanälchen sich verengen, und in denen wir nur *Sertolische* Zellen und junge Spermatogonien finden. Dafür aber vermehrt sich in dieser Zeit das Interstitium sehr bedeutend, so daß es den größten Teil des Inhaltes der Geschlechtsdrüse ausfüllt, da es aus großen polygonalen Zellen, die mit Fettstoffen oder ihnen verwandten Stoffen ausgestopft sind, bestehen. In diesem Stadium der Ruhe eines erwachsenen Tieres entspricht der Hoden dem Stadium des Hodens, wie wir es bei der ersten Gruppe der Tiere und des Menschen nur ein einziges Mal in ihrem Leben antreffen, d. i. in der embryonalen Zeit, wo gleichfalls interstitielle Zellen überwiegen, wogegen der generative Teil des Hodens bisher in Ruhe ist und nicht gut entwickelt ist.

Wenn sich aber die Zeit der Paarung bei Tieren mit saisonem Dimorphismus der Gonaden nähert, was bei uns regelmäßig in den Frühlingsmonaten geschieht, ändert sich auch das mikroskopische Bild des Hodens. Schon im Herbst oder zu Beginn des Winters beginnt der generative Teil aus seiner Ruhe zu erwachen, die Geschlechtszellen nehmen innerhalb der Kanälchen durch vielfache Teilung zu, es entsteht eine Menge von Spermatogonien, durch weiteres Wachsen entstehen Spermatozyten des ersten und zweiten Grades usw. Die Kanälchen erweitern sich in jener Zeit, und so nimmt der Inhalt der ganzen Geschlechtsdrüse

zu. Auf der anderen Seite aber verschwinden die interstitiellen Zellen langsam, bis sie knapp vor der Geschlechtsreife in kleine Fugen, zwischen bedeutend erweiterte samenbildende Kanälchen verdrängt werden. In dieser Zeit gelangt der Hoden in das zweite Stadium, d. i. 2. *die volle geschlechtliche Tätigkeit*, in dem der wesentliche Bestandteil der generative Teil ist, wogegen das Interstitium beinahe zugrunde geht. Dieses Stadium entspricht wiederum einem ähnlichen Stadium der ersten Gruppe der Tiere, wie des Menschen u. a., nur mit dem Unterschiede, daß beim Maulwurf u. a. dieser Zustand der ganzen geschlechtlichen Tätigkeit nur verhältnismäßig kurze Zeit im Jahre andauert, d. i. während der Zeit der Paarung, und danach kehren die Hoden allmählich wieder in den ersten, man kann sagen in den embryonalen Zustand der Ruhe, zurück, um das nächste Jahr im Frühling den Cyclus zu wiederholen, wogegen der Hoden beim Menschen und den Geschöpfen der ersten Gruppe nicht mehrere Geschlechtszyklen im Leben durchmacht, sondern nur eine genau begrenzte Zeit des embryonalen Lebens mit dem Ruhestadium haben, in dem gleichfalls das Interstitium über den generativen Teil überwiegt, wie wir das z. B. beim Maulwurf u. a. ähnlich gefunden haben und dann das zweite Stadium — der Geschlechtsreife, d. i. die Zeit des regen Geschlechtslebens, das charakterisiert ist durch die beständige, reichliche Spermatogenese —, in der, solange die normalen Verhältnisse im Körper des Tieres obwalten, sich das mikroskopische Bild des Hodens, was hauptsächlich das Verhältnis zwischen generativem Teil und dem Interstitium anbelangt, sehr wenig im Laufe der einzelnen Jahresmonate ändert, wie wir das bei der zweiten Gruppe sehen, wo im Laufe des ganzen Lebens des Tieres beständig das Stadium der Ruhe mit dem Stadium der Geschlechtstätigkeit abwechselt. Natürlich sind diese beiden Stadien nicht scharf voneinander getrennt, aber eines geht ins andere allmählich über, ganz unauffällig, und es wird hier niemand zweifeln, daß hierbei die äußeren und inneren Einflüsse eine Rolle spielen werden.

Von diesen Tieren, die einen saisonen Dimorphismus der Geschlechtsdrüsen aufweisen, kennen wir eine ganze Menge. Und höchstwahrscheinlich ist diese Erscheinung *origineller in der Natur*, wie zahlreiche Beispiele zeigen, und nebstbei ist sie im Zusammenhang mit ihrem eigenen Leben und fällt mit dem Winterschlaf (oder analogen Zuständen) und der Zeit der größten Regsamkeit, die miteinander abwechseln, zusammen. In dieser Hinsicht kennen wir die Amphibien, Insektenfresser, Nagetiere u. a. Überhaupt gehört in diese Gruppe die Mehrzahl der Wirbeltiere. Andererseits wissen wir aber, daß eine ganze Reihe dieser Tiere nicht in einen tiefen Schlaf verfällt, der ungestört den ganzen Winter über andauert, sondern daß sie in ihm gestört werden durch jeden wärmeren, besseren Tag, wie z. B. die Eichhörnchen; und so bilden

diese Tiere allmählich Übergänge zu den Gruppen der Tiere ohne Winterschlaf, was in erster Linie von klimatischen Einflüssen bedingt wird. Daraus ist zu ersehen, daß man genaue Grenzen zwischen einzelnen Tiergruppen nicht ziehen kann, aber allmähliche Übergänge auch zwischen den Tieren einer Gruppe verfolgen kann, die von den Bedingungen abhängen, unter denen das gewisse Tier lebt.

Mit der verschiedenen Lebensweise ändert sich auch die Zeit und die Art des geschlechtlichen Lebens. Danach machen auch die Gonaden während der Zeit wesentliche Veränderungen durch. Unter bestimmten klimatischen Bedingungen vermehrt sich die Mehrzahl der Tiere bei uns im Frühjahr und im Sommer, wo die Nachkommenschaft genug Nahrung findet. Eine Ausnahme dieser Regel bilden nur wenig Tierarten und hauptsächlich der Mensch, auf dessen Geschlechtsleben die einzelnen Jahreszeiten keinen bemerkenswerten Einfluß haben. Diesem Zustande nähert sich auch eine Reihe verschiedener Lebewesen, hauptsächlich Haustiere (Hund, Rind, Schweine), bei denen auch durch Veränderung des ursprünglichen Lebens, das sie in wildem Zustande oder in einer anderen Zone der Erde führten, sich auch das Geschlechtsleben und die mit ihm verbundene Zeit der Vermehrung ändert. Aus diesen verschiedenen Ursachen kennen wir eine Reihe von Lebewesen, bei denen sich der Hoden nach erzielter Pubertät in steter Tätigkeit, d. i. Bildung von Spermien, befindet, wie wir es z. B. beim Hund, Kater, Hahn u. a. finden, obzwar wir auch bei diesen Haustieren im Frühjahr oder in der Zeit, wo bei verwandten Arten die eigentliche Zeit der Paarung beginnt, eine bedeutend erhöhte Geschlechtstätigkeit auffinden, und danach ist auch das mikroskopische Bild des Hodens ein wenig verändert. Zwischen beiden Gruppen von Tieren, von denen vorne die Rede war, finden wir gewisse zahlreiche Übergangstypen, was die Veränderung der Geschlechtsdrüsen anbelangt, die durch die verschiedenen Lebensweisen und die äußeren Bedingungen hervorgerufen werden, und danach auch ihr ganzes Geschlechtsleben ändern. Und gerade auf diese Umstände dürfen wir niemals beim Studium des Verhältnisses und hauptsächlich der Genesis des Interstitiums vergessen, denn das Gesamtbild der mikroskopischen Zusammensetzung und des Verhältnisses beider Bestandteile, d. i. des generativen und des Interstitiums, schwankt bedeutend bei der Mehrzahl der Tierarten mit der Jahreszeit.

Es ist kein Zweifel, daß nach einer gewissen Zeit der geschlechtlichen Tätigkeit wie beim Menschen so auch bei anderen Tieren Veränderungen der Geschlechtsdrüse beginnen, die zur Einstellung der Spermatogenesis führen oder wenigstens zu einer bedeutenden Einschränkung und bei manchen Fällen zur vollkommenen Degeneration, wie ich an dem Falle Kreschl gezeigt habe. Diese Veränderungen beginnen sicherlich auch bei allen anderen Tieren und hauptsächlich bei denen, deren Ge-

schlechtsleben sich cyclisch nach der Jahreszeit ändert. Auch hier muß endlich eine Erschöpfung eintreten, und der Hoden kehrt nicht mehr nach Beendigung der Funktion normal in den Ruhestand zurück, aber anstatt dessen beginnen sich in ihm etwa gleich die Zeichen des Alterns zu zeigen, die eine Änderung in der ganzen Konstitution der Geschlechtsdrüse bedeuten. Diese regressiven Prozesse im alternden Hoden werden natürlich ganz verschieden sein von jenen normalen Veränderungen, wie wir sie im Hoden eines gesunden, erwachsenen Geschöpfes, das nach der Paarung auf dem Wege regressiver Veränderungen in das Ruhestadium zurückkehrt; und auf diesen Umstand wurde bis jetzt noch nicht genauer hingewiesen, und die Mehrzahl der Autoren studierte immer nur die Geschlechtsdrüsen und ihre Zusammensetzung bei gesunden Individuen, die bei voller Geschlechtskraft waren, obschon im Zustande der Ruhe oder bei voller Tätigkeit. In dieser Richtung muß auch der tierische senescente Hoden Abweichungen vom normalen Bau aufweisen und in vielem an den alternden Hoden des Menschen erinnern. Darum werden auch diesbezüglich reichere Versuche, hauptsächlich mit alternden Tieren, nötig sein, um die genetische Reihe des Interstitiums von den jüngsten Embryonalstadien bis zur völligen Degeneration genau festzustellen. Auf Grund eines solchen Studiums von diesem Standpunkte werden wir definitiv die Frage der Genesis und des Zusammenhanges des Interstitiums in den verschiedenen Lebenszeiten und gleichzeitig danach auch die physiologische Funktion dieser Zellen lösen können.

Auf Grund der bisherigen Erfahrungen will ich mich heute noch nicht über die Art, wie das Interstitium in der Embryonalzeit, ob schon beim Menschen oder bei den Tieren, entsteht, ausdrücken, da zu diesem Zwecke umfangreiche Studien nötig sein werden. Hier will ich hauptsächlich die Entstehung des Interstitiums in senescenten Hoden, d. s. solche, in denen zum ersten Male Pigmentzellen erscheinen, verfolgen und deren Pigment (gleichwie in den Ganglienzellen) ich als ein *gewisses Zeichen der Senescenz* betrachten will.

Ich gehe aus von dem bekannten Umstande, daß die interstitiellen Zellen zu Anfang der vollen Geschlechtstätigkeit auf das Minimum zusammengedrängt sind, und daß sie erst wieder nach dem 20. Jahre zu erscheinen beginnen und sich im Laufe des Alterns anhäufen.

Indem ich sehr sorgfältig die Entstehung des Interstitiums an verschiedenem Materiale und mit verschiedenen Methoden, die ich vorne erwähnte, verfolgt habe, bin ich zu folgendem Schlusse gekommen.

Die interstitiellen Zellen nehmen mit dem Alter des Hodens oder bei verschiedenen chronischen Krankheiten an Zahl bedeutend zu, so daß man am senescenten Hoden zwischen den samenbildenden Kanälchen ganze Ballen dieser Zellen finden kann, die nebstbei auffallend auch

dadurch zu sein pflegen, daß sie in ihrem Inneren zahlreiche Pigmentgranula enthalten, die, falls sie in größerer Menge anwesend sind, den ganzen Hoden entweder diffus braun oder, wo sich das Pigment ungleichartig ablagert, in Gestalt von marmorierten Adern färben. Ich habe diese interstitiellen Zellen mit Hilfe der stärksten optischen Vergrößerungen an einer ganzen Reihe von Präparaten studiert, und bald fand ich, daß das Interstitium nicht durchwegs aus gleichgearteten Zellen besteht, aber daß man in ihren Gruppen *verschiedene Zelltypen* sehen kann, die auch demnach *verschiedene Mengen Pigmentkörnchen* enthalten. Besonders schön kann man das auf Gefrierschnitten, die mit Scharlachrot und dem Ehrlichschen Hämatoxylin gefärbt sind, verfolgen. Neben großen ovalen Zellen mit zahlreichen Pigmentkörnchen sehen wir hier auch kleinere ovale Zellen mit nur wenig Pigment, die aber offensichtlich nach allen Zeichen genetisch zwischen die eigentlichen interstitiellen Zellen gehören und auch dieselbe mikrochemische Reaktion geben. Als ich dann stets in diesen Gruppen auch ganz kleine Zellen vorfand, die einen großen Kern mit charakteristisch gruppiertem Chromatin (Radstruktur) und nur engem Plasma um ihn herum (Taf. II, Abb. 9a) hatten, von denen kein Zweifel besteht, daß es typische lymphocytäre Wanderzellen in verschiedenen Größen sind, festigte dies immer mehr meine Ansicht, daß alle hier genannten Zellen genetisch miteinander zusammenhängen, und uns nur verschiedene Stadien von interstitiellen Zellen vorstellen. In meiner Ansicht wurde ich noch mehr gefestigt, indem ich in der Literatur las, daß schon Tournoux die interstitiellen Zellen der Hoden und des Eierstocks mit den plasmatischen Zellen, die ihren Ursprung in den Lymphocyten haben, verglich, und Waldeyer hielt sie direkt für Plasmazellen. Die Arbeiten von Goldmann, Maximov, Tschaschin, Kiyono u. a., die hauptsächlich die Genesis verschiedener Zellen, die entzündliche Prozesse begleiten, aber auch sonst sich in jedem Gewebe vorfinden, verfolgen, überzeugten mich, daß auch die interstitiellen Zellen, denen wir im seneszenten Hoden begegnen, gleicher Genesis sind und gleicher Eigenschaften und die in die große Gruppe der lymphoiden Zellen gehören, die Maximov Polyblasten nennt.

Früher aber, bevor ich die Genesis und die Form der eigentlichen interstitiellen Zellen näher beschreibe, erachte ich es als notwendig, alle Zellelemente näher zu erwähnen.

1. Am häufigsten pflegen hier Bindezellen, sog. Fibroblasten (Abb. 12, Nr. 4) vorzukommen, deren Leib spindelförmig ist, manchmal mit Ausläufern, und die die Fähigkeit besitzen, aus dem Protoplasma zähe Streifen, genannt collagene Fibrillen, zu bilden. Der Kern ist gedehnt, mit dichtem Chromatinnetz. Das Plasma der Fibroblasten färbt sich mit Neutralrot *intra vitam* nicht und auch der Kern nur sehr schwach. Ähnlich werden wir sie deutlich *vital* nicht einmal mit Pyrrholblau

(Isminblau), nicht einmal mit Trypanblau färben können, was eine sehr wichtige Eigenschaft ist, nach der sich die Fibroblasten sehr leicht mikrochemisch von anderen Zellen unterscheiden lassen, die wir gleichzeitig im Bindegewebe vorfinden und die ihnen morphologisch, hauptsächlich in der Jugend, sehr ähnlich sind. Und aus diesem Grunde erklären sich viele Autoren die Entstehung der interstitiellen Zellen im Hoden durch Veränderung dieser Bindegewebsfibroblasten, da sie diese spezifischen Reaktionen nicht kennen. *Heute steht aber schon fest, daß es nicht möglich ist, daß eine fibroblastische Zelle, die uns selbst eine hoch differenzierte Zellart vorstellt, sich von neuem in eine andere Zellart, z. B. in unserem Falle in die eigentlichen interstitiellen Zellen, ändern könnte.* Es ist zwar bekannt, daß die Fibroblasten ihre Gestalt nach den Verhältnissen ändern, ja selbst die Ausläufer zurückziehen können, aber niemals wurde beobachtet, daß sie in den ursprünglichen Zustand der *indifferenten embryonalen Zelle* zurückkehren würde, aus dem eine Zelle anderen Gepräges und anderer Bedeutung entstehen könnte. Dadurch fällt die *Theorie von der Entstehung des Interstitiums aus den fibroblastischen Bindegewebszellen.*

Auf der anderen Seite aber können sich unter gewissen Umständen die Fibroblasten derart vermehren, daß sie selbst einen großen Teil des Raumes zwischen den Kanälen ausfüllen, wie wir das am Hoden im Falle Schneider sehen (Abb. 7—11). Die Fibroblasten bilden im Hoden gewöhnlich das Grundnetz, und in ihm sind die anderen Zellarten eingelagert, denen wir im weiteren begegnen.

2. Auf meinen Präparaten habe ich sehr oft einzeln verstreute Zellen gefunden, die entweder zwischen den Kanälchen liegen oder in den Wänden der degenerierenden Kanäle, oder ganz in der Mitte eine besondere Art Wanderzellen, *genannt Mastzellen*, die durch den lappenförmigen, amöbenartigen Körper und große Mengen von plasmatischen Inklusionen auffallend sind, die nach Scharlachrotfärbung ungefärbt bleiben (Taf. II, Abb. 25—26).

Die Mastzellen im Körper hat zum erstenmal *Ehrlich* und nach ihm *Westphal* beschrieben. Sie sind an jedem Schnitte nach den auffallenden mikrochemischen Reaktionen kenntlich. Zahlreiche plasmatische Granula färben sich intensiv mit verschiedenen basischen Anilinfarbstoffen und zeigen hierbei oft eine schwache Metachromasie. Wir treffen sie im Bindegewebe und im Blute und danach teilt sie *Marimov* in »histiogene« und in »hämatogene« Mastzellen ein, die nach ihm morphologisch ganz verschieden sind. Weiter färben sie sich mit Neutralrot so intensiv, daß sie sich sofort identifizieren lassen; ähnlich zeigen sie nach der Methode *Giemsa*s oder *Pappenheims* eine spezifische Färbung, durch die sie sich scharf von anderen ähnlichen Zellelementen unterscheiden (Taf. II, Abb. 27 u. 28). Diese Mast-

zellen finden wir überall dort, wo es sich um entzündliche, schleppende Prozesse oder ähnliche Erscheinungen in den Geweben handelt. Das Schicksal dieser Zellen im Hoden ist bis nun noch nicht gut bekannt. Der Körper einiger dieser Zellen, wie ich beobachtete, füllt sich stets mehr mit plasmatischen Körperchen, wobei die Zelle an Umfang zunimmt, aber zum Schlusse degeneriert sie, der Kern und die Zelle zerfällt und die Granula werden so frei. Ein ganz analoger Fall wurde auch bei entzündlichen Prozessen beobachtet, wo nach dem Zerfalle der Mastzellen die freigewordenen Granula von einer anderen Art von wandernden Lymphocyten phagocytiert werden. Die Mastzellen wurden auch bei niederen Tieren, wie bei den Crustaceen (*Hardy*) gefunden und spielen höchstwahrscheinlich eine sehr bedeutende Rolle beim ganzen Metabolismus im Tierkörper. Da wir manchmal um den Kern herum einen hellen Hof im Plasma sehen, werden sie nach Analogie mit den Drüsenzellen als Elemente mit lebhaftem Stoffwechsel und reichlicher Sekretion betrachtet. Ihr Zweck ist wahrscheinlich, auch im Hoden bestimmte chemische Substanzen vorzubereiten und umzuformen und sie derart umgeformt wiederum aus ihrem Körper in die umliegenden Zellgewebe abzugeben. Im normalen Zustande zerfallen die Mastzellen nicht, aber sie können die plasmatischen Granula auflösen und sie aus ihrem Körper osmotisch abgeben. Zur Erkenntnis ihrer Funktion wird noch eine Reihe chemisch physikalischer Experimente nötig sein.

3. In den Bündeln der interstitiellen Zellen und auch frei zwischen den fibroblastischen Zellen finden wir häufig im senescenten Hoden Zellen, die durch ihre Gestalt ganz an *Blutlymphocyten* erinnern. Diese lymphatischen Zellen sind von verschiedener Größe, und je größer, desto exzentrischer gelegen ist der Kern in ihrem Protoplasma. Diese Zellen sind homologisch mit den Blutlymphocyten und stellen entweder präexistierende Elemente vor oder werden den Hoden auf gleiche Weise zugeführt wie die anderen Gewebe, mit dem Blut und der Lymphe (Taf. II, Abb. 3, 9, 10).

4. In manchen Fällen habe ich im Hoden auch eine gewisse Art lymphatischer Zellen, sog. *Plasmazellen*, beobachtet, die zum erstenmal von *Umma* bei der Entzündung beschrieben wurden, deren stete Begleiter sie sind. Aber sie sind auch normal in Geweben, hauptsächlich bei älteren Tieren, wie in der Milz, in den lymphatischen Drüsen, bei Hunden zahlreich in der Glandula retrolingualis, wenig im Blut anzutreffen. Die Plasmazellen sind eigentlich der weitere Grad der Entwicklung der Lymphocyten (Abb. 12, Nr. 7 u. 8). Bei jüngeren pflegt um den Kern ein typischer heller Hof im Protoplasma zu sein. Bei der Mehrzahl von Plasmazellen finden wir die fuchsinophilen *Altmannschen* Granula und bei einigen, die mit Gentianviolett in Anilinwasserlösung gefärbt sind, feine gentianophile Körnchen, aus denen durch Zusammen-

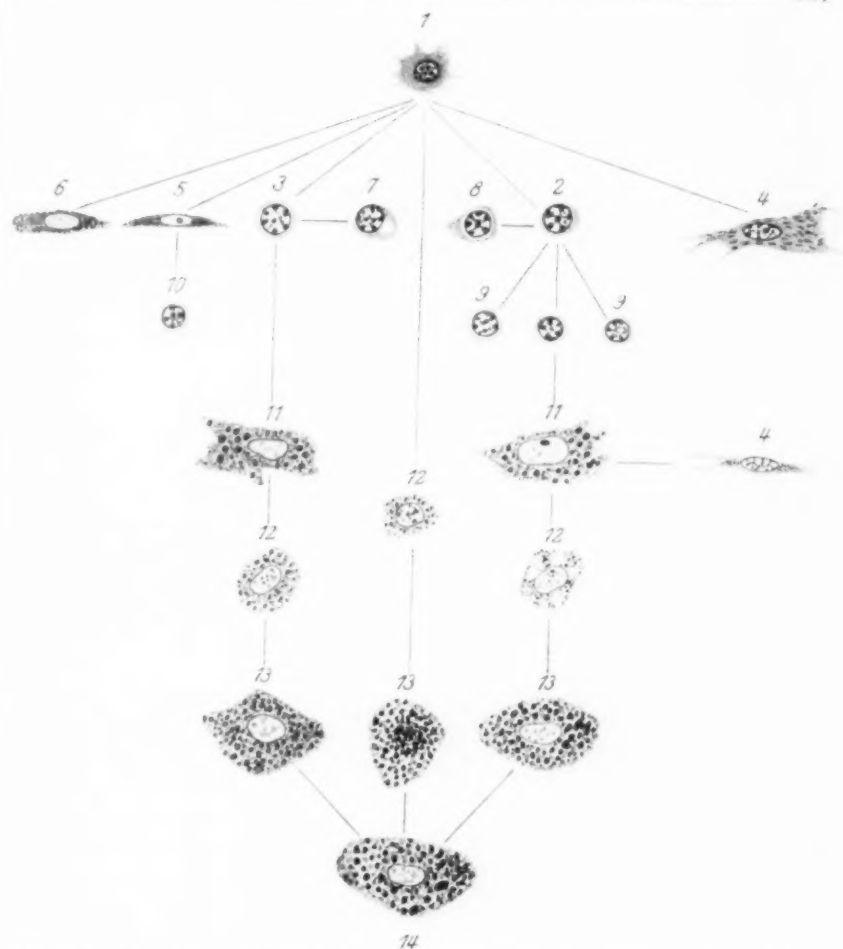


Abb. 12. Schematische Darstellung der Entstehung der *Maximovschen* „Polyblasten“, die ich hier mit den interstitiellen Zellen des Hodens identifiziere

1. Mesenchymatische embryonale Zelle von indifferentem Charakter, die der Ausgangspunkt für alle übrigen Stadien der lymphoiden Elemente ist.
2. Histiogener Lymphocyt, der in den verschiedenen Körpergeweben als freie Wanderzelle bleibt, vom Charakter eines kleinen Lymphocyten.
3. Hämatogener Lymphocyt, der im Blute kreist.
4. Fibroblast, der durch vollkommene Differenzierung der primären mesoblastischen Zelle entstanden ist, die im Körper Mitochondrien enthält. Daneben hat sie die Fähigkeit, sogenannte collagene Fibrillen auszuscheiden. Nie kann sie sich mehr in eine andere Zellart umändern.
5. Endotheliale Zelle der embryonalen Gefäße mit Ablagerungen v. Pyrrholblau nach vitaler Färbung.
6. Die sog. adventitielle Zelle der Gefäßwand, die elektiv die vitalen Farbstoffe häuft.
7. Plasmazelle hämatogenen Ursprunges.
8. Plasmazelle histiogenen Ursprunges.
9. Junge Wanderzellen, die im Gewebe durch Teilung entstehen, also histiogenen Ursprunges sind.
10. Blutlymphocyt, in der embryonalen Zeit durch Umwandlung nicht differenzierter endothelialer Zellen entstanden.
11. Ruhige Stadien v. Wanderzellen (*Maximovs*) in Geweben histiogenen od. hämatogenen Ursprunges, die *Rouvier* Plasmacyten nannte, die sich ausnahmsweise in Fibroblasten verwandeln (Nr. 4).
12. Übergangsstadien erwachsender und mobilisierter ruhiger Wanderzellen (*Clasmacyten*), die reichlich phagocytieren und sich progressiv in die weiteren Stadien ändern.
13. Polyblasten (*Maximovs*), in denen wir eine Menge farbiger Granula bei vitaler Methode sehen. Diese Zellen sind homolog mit den Polyblasten des Hodens, die interstitielle Zellen heißen und die Reihe dieser genetisch verwandten Wanderzellen abschließen. Sie stellen uns den höchst differenzierten Typus vor, der sich weiter nicht mehr so stark ändert und hier an derselben Stelle bleibt, indem er in sich reiche Pigmentgranula häuft.

fließen die schon oben erwähnten *Russellschen* Körnchen entstehen, die bei Zerstörung der Zelle frei werden. Nach *Maximov*, *Marschalko* u. a. sind diese Plasmazellen aus dem Blute emigrierte Lymphocyten oder progressiv veränderte präexistierende histiogene Lymphocyten (siehe Schema in der Abb. 12), die sich an der Stelle auch selbst vermehren können. Die Plasmazellen können also unter gewissen Umständen überall dort entstehen, wo wir kleine Lymphocyten vorfinden. Diese Art von Wanderzellen stellt uns hoch spezialisierte Elemente vor, wie wir die Fibroblasten gesehen haben, und sind also ebenso unfähig einer Rückveränderung in das ursprünglich indifferente Stadium, und gewöhnlich degenerieren sie nach längerer Zeit, nachdem sie an der Stelle ihren Zweck erreicht haben.

5. Das verbreitetste Element neben den Fibroblasten sind im Hoden in den Räumen zwischen den samenbildenden Kanälen gewisse Zellen verschiedener Größe, in Knoten angehäuft, die wir *eigentliche interstitielle Zellen* benennen. Auf Grund des morphologischen Studiums dieser Zellen gelangte ich zu dem Schlusse, daß sie nichts anderes sind als *Maximovs Polyblasten* oder sog. *Pyrrholsche Zellen Goldmanns*, die sich elektiv mit Pyrrhoblau färben, die in enger genetischer Verbindung mit den gesamten wandernden, lymphoiden Zellen sind und sich überall in den Geweben zahlreich vorfinden, sowohl im normalen, als auch im pathologischen Zustande.

Um die Provenienz dieser allgemein verbreiteten Polyblasten, die mit den interstitiellen Zellen im senescenten Hoden identisch sind, zu begreifen, ist es nötig, ihre Genesis in den allerfrühesten Stadien der embryonalen Zeit zu verfolgen. Dieses gewiß nicht leichte Studium ist in der letzten Zeit ermöglicht, hauptsächlich mit Hilfe der vitalen Färbung. — Es wurden nämlich gewisse Farben und spezifische Stoffe gefunden, die, in den Leib eines lebenden Wesens eingeführt, stets nur von einer bestimmten Zellart gehäuft werden, die genetisch in die Entwicklungsreihe der Polyblasten oder unserer interstitiellen Zellen gehört. Schon in früherer Zeit haben *Ribbert*, *Arnold*, *Schlecht*, *Puri*, *Suzuku* und neuerlich *Kigono* zu diesem Zwecke mit Erfolg die vitale Färbung mit *Carmin* benutzt, andere, wie *Bouffard*, *Goldmann*, *Schulmann*, *Groß*, *Ehrlich*, *Pappenheim*, *Nakano*, *Tschaschin*, eine andere Art der vitalen Farbstoffe, wie *Isamin* und *Trypanblau*, benutzt. Daneben hat *Cohn* u. a. zu demselben Zwecke *colloidales Silbercollargol* injiziert. Die Methodik sowie die Resultate, mit diesen Reaktionen erzielt, bereite ich für die folgende Arbeit von der Genese des embryonalen Interstitiums beim Menschen und bei Tieren vor. Die Farbenreaktionen, die diese Autoren erzielten, sind eigentlich nicht chemischer Natur, aber in Wirklichkeit zeigen sie die Häufung dieser in die lebenden Körper eingeführten Farbstoffe durch eine bestimmte

Zellart. Der eigentliche große Wert dieser vitalen »Färbung« bzw. Häufung der gefärbten Körnchen liegt darin, daß immer nur eine Zellart elektiv an dieser Häufung teilnimmt und die in die Reihe der Wanderzellen gehört, aus denen auch die interstitiellen Zellen im Hoden entstehen und dieselbe Fähigkeit in diesem Zustande aufweisen. *Goldmann* nennt alle diese Zellen, die die Fähigkeit besitzen, *Pyrrholblau* in sich aufzuhäufen, *Pyrrholsche Zellen* und identifiziert sie mit *Maximors Polyblasten*, die er mit den *interstitiellen Zellen des Hodens* homologisiert. *Kiyono* nennt alle Zellen ähnlichen Gepräges, die die Fähigkeit besitzen, *Lithioncarmin* zu häufen, *Histiocyten*. Weiter ist bekannt, daß diese Zellart die Fähigkeit besitzt, im ganzen Körper auch andere Stoffe zu häufen, hauptsächlich aber Fette, Lipoiden und Pigmente, und sich daneben auch an der lebhaften Phagocytose zu beteiligen. *Goldmann* schreibt ihnen auch die Fähigkeit der inneren Sekretion und des Stoffwechsels zu. Weiter ist wahrscheinlich, daß die Körperchen, die im Plasma dieser Zellen nach der vitalen Färbung auch in gewissem Zusammenhange zu den verschiedenen Granulationen stehen, die an fixiertem Material, nach gewissen, speziellen Methoden unter dem Namen *Altman's Granula*, *Arnolds Plastosome*, oder *Bendas Chondriosome*, *Meresche*, *Winicart's* und *Dubreuil's Mitochondrien* usw. bekannt sind. Das Studium dieser feinen Details überlasse ich der zweiten Arbeit, da es an diesem bereits fixierten Materiale aus verschiedenen Gründen nicht möglich war, diese plasmatischen Gebilde zu studieren; aber es herrscht kein Zweifel darüber, daß sie auch im Leben der interstitiellen Zellen eine sehr wichtige Rolle spielen, und nach *Fischl* stellen sie hier den integrierenden Bestandteil des lebenden Protoplasmas dar.

Die *Pyrrholschen Zellen*, wie *Goldmann* mit Hilfe seiner Methode nachgewiesen hat, sind im ganzen Organismus stark verbreitet, und zwar so, daß nach längerer vitaler Färbung, die aus sich wiederholenden Injektionen eines verschiedenen Quantum Farbstoff nach der Größe des Versuchstieres besteht, alle Gewebe eine dunkelblaue Färbung vom angesammelten Farbstoff in den Wanderzellen bekommen. Mit dieser Methode färben sich, wie *Goldmann* selbst angibt, auch die interstitiellen Zellen im Hoden (und im Eierstocke), was direkt auf einen engen Zusammenhang dieser Zellen mit der ganzen genetischen Reihe der lymphoiden wandernden Elemente hinweist.

Nach diesen Versuchen mit vitalen Farbstoffen kann man auch genau die ganze Reihe der lymphoiden Wanderzellen und die genetische Verwandtschaft zwischen einzelnen Zellarten auf Grund der chemischen Affinität zu diesen Farbstoffen verfolgen, die danach nichts anderes sind als *verschieden modifizierte Grundtypen lymphoider Zellen*, die nach Bedarf auf Grund gewisser chemischer Reize im Organismus von Art zu Art übersiedeln können, wonach sie auch lymphoide Wanderzellen benannt wurden.

Den ersten Ursprung dieser Wanderzellen, wie es *Maximor* beschreibt, muß man schon im Mesenchym des embryonalen Zustandes suchen, wo die Keimblätter noch nicht in die einzelnen Organe differenziert sind und nur aus indifferenten Zellen bestehen. Dieses primitive mesenchymatische Bindegewebe besteht in diesem Stadium nur aus gleichwertigen, spindelförmigen oder sternförmigen Zellen mit Ausläufern, mit schwach basophilem Protoplasma und ovalem, manchmal unregelmäßigem Kern mit einem bis zwei Nucleolen. Diese Grundzellen bilden hier mittels der Ausläufer ein Netz (Abb. 12, Nr. 4). In der Gegend des peripheren Mesoblastes, d. i. in der Area opaca, bilden sich kleine Inseln, aus denen die primären Gefäße entstehen, wobei sich aus der äußeren Zellschicht das Endothel bildet (Abb. 12, Nr. 5); aus der inneren entstehen dann freie, primitive weiße Blutelemente, sog. *hämatogene Lymphocyten*. Aus einem Teil dieser inneren, freien Elemente in der Area vasculosa entstehen durch Anhäufen des Hämoglobins in ihrem Protoplasma und durch Veränderung der Zellkernverhältnisse primitive *Erythrocyten*. Die ursprünglichen endothelialen Zellen können sich neuerdings abrunden und in das indifferente Stadium zurückkehren und als solche sich wiederum in eine andere Art Blutelemente verwandeln (Abb. 12, Nr. 5, 10). Diese Umwandlung der endothelialen Zellen geschieht ursprünglich nur in der Area vasculosa, aber später auch in den Gefäßen, hauptsächlich in der Aorta caudalis.

Währenddessen schon primitive Elemente kreisen, runden sich um die Gefäße herum im Körper der Embryonen auch noch andere indifferente mesenchymatische Zellen ab, indem sie sich vom gemeinsamen Bündel losmachen und sich in polymorphe wandernde mesenchymatische Zellen verwandeln, die *Maximor histiogene Wanderzellen* nennt und die morphologisch vollkommen den großen Lymphocyten entsprechen (Abb. 12, Nr. 2, 9). Aus diesen freien Wanderzellen und auch aus indifferenten, fixen, mesenchymatischen Zellen können im Laufe der Zeit Zellen entstehen, die den Blutlymphocyten ganz ähnlich sind, oder sich durch weitere progressive Veränderung von diesem Typus unterscheiden. In den jungen Stadien der embryonalen Entwicklung kann man sowohl alle Arten der hier genannten Zellen, als auch zahlreiche Übergangszustände finden, die wir alle mit dem Sammelnamen *Lymphocyten im weiteren Sinne des Wortes* bezeichnen. Auf der anderen Seite entstehen auf gleiche Weise aus den indifferenten mesenchymatischen Zellen auch primitive Fibroblasten, die sich rasch differenzieren und in diesem Stadium die Möglichkeit jeder weiteren Veränderung verlieren (Abb. 12, Nr. 4). Es können sich also nie z. B. embryonale endotheliale Zellen in einen anderen Typus verändern. Aus dem Vorhergehenden ist ersichtlich, daß der Ursprung der *Blutlymphocyten*, hämatogenen und histiogenen Bindegewebslymphocyten eigentlich derselbe ist, mit anderen

Worten, daß es *homologe Gebilde* sind, die aus denselben indifferenten mesenchymatischen Zellen ihren Ursprung nehmen, aus denen im weiteren Verlaufe der progressiven Metamorphose die übrigen Stadien der Wanderzellen und auch unsere interstitiellen Zellen entstehen (Abb. 12), die also genetisch in dieselbe Reihe gehören, was ich außer den morphologischen Kennzeichen auch mit der gleichen chemischen Affinität aller dieser lymphoiden Elemente zu den vitalen Farbstoffen, von denen früher die Rede war, begründe.

Im erwachsenen Körper haben alle diese homologischen lymphocytären, ob schon histiogene oder hämatogene Gebilde, die Fähigkeit, sich den Verhältnissen entsprechend zu ändern, auf Grund des Gesetzes der Arbeitsteilung im vielzelligen Organismus, wonach sie nicht nur eine verschiedene morphologische Ähnlichkeit, sondern auch verschiedene physiologische Funktion annehmen. So treffen wir oft auf so umgeformte lymphocytäre Zellen in den Geweben verschiedener Organe in Gestalt verzweigter Zellen, mit länglichem und ovalem Körper, aber mit kleinerem Kerne, als wir ihn bei den Fibroblasten sehen, denen sie sonst sehr ähnlich sind. Diese Zellen hat *Ranvier* zum erstenmal beschrieben und nannte sie Clasmatoeyten (Abb. 12, Nr. 11 und Taf. II, Abb. 20) (nach der Fähigkeit, Teile vom Protoplasma mit Granula abzustößen, eine Erscheinung, die Clasmatosi heißt, was er aber nur bei den Amphibien beobachtete). Aber *Marimov* hat später nachgewiesen, daß diese *Clasmatoeyten Ranviers* bei den Amphibien nicht homologisch sind mit jenen, die wir bei den Säugetieren vorfinden, sondern daß es Mastzellen sind. *Marimov* hat auf Grund genauer Studien und Farbenreaktionen, z. B. mittels Neutralrot, und nach ihm hauptsächlich *Tschaschin* auf Grund der vitalen Färbung die Clasmatoeyten *Ranviers* als homologische Gebilde mit den Blutlymphocyten erklärt, die durch Veränderung aus den histiogenen Lymphocyten herkommen. Zum Unterschied aber von den Clasmatoeyten nennt er sie nach dem sessilen Charakter *ruhende Wanderzellen*. In dem Protoplasma dieser sehr zahlreichen Zellen finden wir während der Lebensdauer im ganzen Organismus verschiedene Inklusionen, auch fettiger Natur, als kleine, unregelmäßige, glänzende Körperchen sichtbar. Sonst färbt sich vital in ihnen auch der Chondriosomenapparat (Abb. 12, Nr. 11, Taf. II, Abb. 20). Diese Wanderzellen *Marimovs* spielen eine wichtige Rolle bei entzündlichen Zuständen oder sonst ähnlichen Veränderungen im Tierkörper. Unter gewissen Umständen, wenn sie durch einen chemischen Anreiz angeregt werden, erwachen sie aus diesem Ruhestadium und *übersiedeln* auf die entzündliche Stelle, wo sie sofort eine rege Phagocytose zu entwickeln beginnen und sich so progressiv in große Zellen umwandeln, deren Körper mit verschiedenen Inklusionen angefüllt ist, und die *Marimov* in diesem Stadium *Polyblasten* nennt (Abb. 12).

Diese Zellen bleiben auf der sich entzündenden Stelle auch nach der Heilung als stabile Elemente. Ähnlich geschieht dies auch im Hoden, wo wir die Zellen als interstitielle Zellen kennen (Abb. 12, Nr. 1, Taf. II, Abb. 12—24). Diese Polyblasten können sich mit der Zeit wieder in ruhende Wanderzellen verwandeln, selten manchmal auch in Fibroblasten, aber nie umgekehrt. Die zweite Art, wie die Polyblasten im Gewebe entstehen können, ist die, daß sie unter ähnlichen Umständen aus präexistierenden histiogenen Lymphocyten entstehen, die sich ständig im Gewebe befinden (Abb. 12, Nr. 2, 9, 11, 12, 13); und endlich die dritte mögliche Art der Genesis der Polyblasten ist die, daß sie aus ad hoc emigrierten Blutlymphocyten entstehen (Abb. 12, Nr. 3, 11, 12, 13). Es ist also ersichtlich, daß das *durchwegs homologische Zellen* sind, die eine gleiche Genese haben, wie uns schematisch die Abb. 12 in der Übersicht deutlich zeigt.

Tschaschin, ein Schüler von *Maximov*, erweiterte mit Hilfe der vitalen Färbmittel (des Isamins und Pyrrholblaus) den Begriff der ruhenden Wanderzellen auch auf weitere Bindeelemente, die eine gleiche chemische Affinität zu den obengenannten Farbstoffen zeigen, und deutet nach dieser gemeinsamen chemischen Natur verschiedener Zellen auf gemeinsame Herkunft und nahe Verwandtschaft. Nach dem rechnet er in diese Gruppe lymphoider Zellen auch die sog. *Macrophagen Mečnikovs*, die adventitiellen Zellen der Gefäßwände und die reticular-endothelialen Zellen der blutbildenden Organe in der Leber und Milz. Alle hier genannten Zellen, durch die *Tschaschin* die Reihe der ruhenden Wanderzellen *Maximovs* ergänzt, können unter gewissen Umständen, z. B. bei Entzündung u. ä., mobilisiert werden, und durch den Prozeß der progressiven Metamorphose können sie sich in Zellengebilde umwandeln, welche wir in der *erweiterten Bedeutung* als *Polyblasten* bezeichnen. *Kiyono* nennt auf Grund seiner vitalen Methode mittels Lithioncarmins im Wesen dieselben Elemente, die gleichfalls elektiv Carminkörnchen in ihrem Protoplasma häufen, *Histiocyten*, unter die wir natürlich auch unsere interstitiellen Zellen des Hodens einreihen müssen. Nach diesem Autor können sich nicht einmal Bindegewebsfibroblasten, Angioblasten und das Deckepithel in Histiocyten umwandeln, also auch nicht in interstitielle Zellen des Hodens. Zur leichteren Übersicht von der Entstehung dieser Polyblasten füge ich die schematische Abb. 12 zu, die nach den Ausführungen *Maximovs* und *Tschaschins* gezeichnet ist, nach denen die Genesis unserer interstitiellen Zellen und die Stellung, die sie in der ganzen Gruppe der lymphoiden Wanderzellen einnehmen, sichtbar ist.

Schon im Vorhergesagten habe ich angedeutet, daß die eigentlichen interstitiellen Zellen in der postembryonalen Zeit hauptsächlich in der senescenten Gonade genetisch in die große Gruppe der Wanderzellen

gehören, die *Goldmann Pyrrholsche Zellen* und *Kiyono* auf Grund seiner vitalen Lithioncarminmethode kurz *Histiocyten* nennt.

Natürlich konnte ich an menschlichem Material, das schon fixiert war, diese Reaktionen mit vitaler Färbung nicht wiederholen, aber auf Grund des vergleichenden Studiums und nach den Abbildungen, die uns genannte Autoren bieten, herrscht kein Zweifel, daß die fertigen interstitiellen Zellen, die mit verschiedenen plasmatischen Granula, oder ein andermal mit zahlreichem Fett und Pigmenten ausgefüllt sind, nur *Maximovs Polyblasten* sind.

Danach kann die *Herkunft der interstitiellen*, gleichwie der Polyblasten, *dreierlei Art sein*:

1. *Entweder entstehen sie hier in der Zeit der Senescenz schon aus präexistierenden Wanderzellen als histiogene Lymphocyten* (Abb. 12, Nr. 2, 9, 11, 12, 14), oder

2. *sind es umgewandelte ruhende Wanderzellen (Ranviers Clasmatoocyten; Abb. 12, Nr. 1, 12, 13, 14), oder*

3. *ad hoc emigrierte Lymphocyten*, die erst hier die *Phagocytose* beginnen, gleichwie die vorhergehenden Gruppen sich zu vergrößern beginnen und sich in die eigentlichen Polyblasten umwandeln, die im Hoden bisher interstitielle Zellen genannt werden (Abb. 12, Nr. 3, 11, 14).

Es ist schwer zu sagen, welche von den drei angeführten Zellarten am meisten oder ausschließlich sich an der Bildung des Interstitiums im senescenten Hoden beteiligt, aber es scheint mir, daß es alle drei Gruppen sein können, entweder gleichzeitig oder abwechselnd, je nachdem wie rasch die Zellelemente benötigt werden. Das weitere fällt nicht so sehr auf die Wagschale; das wichtigste Moment ist hier das, daß die interstitiellen Zellen genetisch in die Art der lymphatischen Wanderzellen gehören, die sich dem Wesen nach keinesfalls von *Maximovs Polyblasten* unterscheiden, denen wir im ganzen menschlichen Körper begegnen, hauptsächlich freilich dort, wo der Körper durch entzündliche oder ihnen verwandte Prozesse gefährdet ist. Darum sehen wir auch auf Schnitten in den Knoten und Ballen von interstitiellen Zellen in senescenten Hoden neben großen interstitiellen Zellen kleine und größere Wanderzellen, die nur die vorangehenden Stufen zu den eigentlichen Polyblasten oder unseren interstitiellen Zellen bedeuten (Abb. 12, Nr. 12, Taf. II, Abb. 4, 9, 10, 11, 12, 20).

Zuvor noch, bevor ich mich in der zugehörigen Literatur von der Entstehung der Polyblasten im Gewebe verschiedener Organe orientierte, zeichnete ich eine Reihe lymphatischer Zellen verschiedener Größe, die zwischen den samenbildenden Kanälchen eingelagert sind, die ich für vorhergehende Stadien der eigentlichen erwachsenen interstitiellen Zellen hielt, wie sie uns alle Autoren zeichnen und wie uns die Abbildung (Taf. II, Abb. 3—24) zeigt.

Als Ausgangspunkt betrachtete ich kleine Lymphocyten, die aus dem Blut hervorgetreten sind, wie uns Taf. II, Abb. 3, 9, 10 anzeigt. Diese Zellen stellen uns kleine Lymphocyten mit großem, an Chromatin reichem Kern vor. Um ihn sehen wir einen engen protoplasmatischen Körper mit Netzstruktur (Spongioplasma) von basophiler Natur. Durch Vergleich mit dem Schema in der Abb. 12, Nr. 2, 3 entsprechen diese Zellen den Lymphocyten, obschon den histiogenen (2) oder hämatogenen (3). Freilich kann man an den Präparaten nicht feststellen, auf welchem Wege diese Zellen hierher gelangt sind. Es ist aber sicher, daß sie uns den Ausgangspunkt für die weiteren Grade zu den gereiften interstitiellen postembryonalen Zellen im Hoden bedeuten. Durch progressive Metamorphose infolge reger Phagocytose beginnen sich diese Zellen allmählich zu vergrößern, während die kleinen, neuen Lymphocyten an Zahl auf verschiedenem Wege zunehmen. Der exzentrisch gelegene Kern und das Plasma vergrößern sich im gegenseitigen Verhältnisse. Im plasmatischen Leibe dieser Stadiumform (Taf. II, Abb. 9 u. 10) kann man bei starker Vergrößerung die Struktur in Gestalt kleiner Vacuolen oder Granula (Plastidulae nach *Vejdovský*) sehen. Wenn wir diese Zellen auf Gefrierschnitten, die mit Scharlachrot oder einer Methode auf Fett gefärbt sind, beobachten, erscheinen im Protoplasma mehrere zarte Körnchen, die die Fettreaktion zeigen. Inzwischen ändert der Kern seine säckchenartige Struktur, wird unregelmäßiger, und das Chromatin verliert die typische Struktur (»Radstruktur«) und liegt frei in Gestalt verschieden großer Körner, die noch mit starken Balkchen innerhalb des vergrößerten Kernes verbunden sind. Infolgedessen erscheint es uns weniger intensiv gefärbt, als wir beim vorhergehenden Stadium gesehen haben (Taf. II, Abb. 4, 9, 10, 11). Diese Zellen entsprechen durch ihre Gestalt und Eigenschaften den Übergangsstadien, die auf der schematischen Übersicht in Abb. 12 dargestellt sind (Nr. 13). Diese Stadien der interstitiellen Zellen finden wir oft in Zusammenballungen, in denen durch weiteres Wachstum und Phagocytose eine vollkommene Differenzierung vor sich geht. Der plasmatische Körper vergrößert sich bedeutend, dafür aber verliert das Protoplasma an Färbbarkeit, und die Zellgranulationen fettiger Art nehmen beständig zu (Taf. II, Abb. 4, 6, 11, 13). Die Mehrzahl dieser interstitiellen Zellen enthält außer neutralen Fetten, die sich metachromatisch durch das Nilblausulfat rosarot färben, auch zahlreiche Pigmentkörnchen, die ich vorne chemisch als Lipofuscine bestimmte. *Diese Stadien (Taf. II, Abb. 4—6, 12—24), die, was die Gestalt anbelangt, schon vollkommen übereinstimmend sind mit Maximovs Polyblasten, wie uns die schematische Abb. 12, Nr. 13—14 zeigt, stellen uns also schon fertige interstitielle Zellen dar, wie wir sie im Hoden finden und zahlreiche Autoren sie darstellen.* In einer Gruppe interstitieller Zellen kann

man auch solche Stadien sehen, die offensichtlich eine Degeneration bekunden (Taf. II, Abb. 8, 16—19). Ihr kaum sichtbares Plasma mit Fadenstruktur färbt sich schwach, und an sie sind große Pigmentgranula oder solche anderer Natur gebunden. Die Konturen dieser degenerierenden Zellen sind undeutlich, und die einzelnen Körner fallen aus dem Körper heraus, bis zuletzt die ganze Zelle zerfällt und das Pigment frei wird (Taf. II, Abb. 8).

Es ist interessant, an Präparaten, die mit verschiedenen Fixations- und Farbenmethoden hergestellt wurden, zu verfolgen, wie sich danach auch die Größe der einzelnen Stadien der interstitiellen Zellen bedeutend ändert. Die am besten erhaltene Gestalt und Größe der Zellen fand ich an Gefrierapparaten (Taf. II, Abb. 10—24), wo die Zellen des gleichen Stadiums oft bis zweimal so groß sind, als ich auf Celloidinschnitten, hauptsächlich aber auf Paraffinschnitten fand (Abb. 3—9, derselben Tafel). Auf dieses auffallende Kleinerwerden der Zellelemente wirken hauptsächlich die verschiedenen Übergangsmedien, die zum Einbetten und Aufhellen der Objekte dienen. Dafür aber haben sie den Vorteil, daß sie gegenüber den Gefrierschnitten dünner sind und an ihnen die Zelleinzelheiten sich auch auf Serien studieren lassen. Oft treffen wir bei Durchsicht des Interstitiums auf Zellen mit zwei Kernen, eine Erscheinung, die oft genug auftritt (Taf. II, Abb. 7, 13). Es handelt sich hier nur um eine Fragmentation des Kernes, wie die Abb. 5 der Tafel II anzeigt, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle hatte ich oft Gelegenheit, die Zellveränderungen zu beobachten, was das Gesagte bezeugt. Der ursprünglich kugelige Kern wird im Laufe der Zeit länger, dabei deformiert er sich so, daß er gebogen in der Zelle liegt, wie die Abb. 5 andeutet.

Daraufhin zerfällt er in zwei neue Kerne. Diese zweikernigen Zellelemente verhalten sich im weiteren Verlaufe analogisch, wie die übrigen, d. h. sie füllen sich gleich mit Granulationen und können zum Schlusse nach der Degeneration zerfallen und das Pigment wird frei. Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß hier auch die mitotische Teilung der Polyblasten stattfindet, wie es *Tschaschin* beobachtete und in seiner Arbeit zeichnete.

Aus der Gesamtübersicht der Bilder auf Taf. II ist ersichtlich, daß zwischen den jüngsten Stadien der interstitiellen Zellen, die nichts anderes sind als kleine Lymphocyten, eine ganze Reihe allmählicher Übergänge, die ihre Gestalt nach Alter und Tätigkeit ändern, existiert, bis sie sich in die eigentlichen, schon lange bekannten und als selbständige Zellelemente beschriebenen *interstitiellen Zellen des Hodens verwandeln*, die ich, wie aus dem Vorhergesagten ersichtlich, genetisch für eine veränderte Art der lymphoiden Wanderzellen halte und sie in fertigem Zustande auch nach Ausschen und *Genesis* mit *Maximovs Polyblasten* homologisiere.

VI. Die Bedeutung der interstitiellen Zellen im seneszenten Hoden.

Auf Grund meiner Befunde über die Genesis der interstitiellen Zellen in seneszenten Hoden und durch Vergleichung dieser Beobachtungen mit den bisherigen Erfahrungen vom Interstitium im embryonalen Zustand, beim Menschen und bei verschiedenen Tieren (Maus, Katze, Eichhörnchen, Ziesel, Ziege, Hahn usw.), *betrachte ich dieses Interstitium, das im Alter zunimmt, für morphologisch verschieden vom embryonalen Interstitium.*

Danach muß dieses Interstitium notwendigerweise in alternden Hoden *eine ganz andere physiologische Funktion* spielen, als man dem Interstitium in embryonalen oder in ganz jungen Hoden zuschreibt.

Heutzutage betrachtet die Mehrzahl der Autoren das embryonale Interstitium als direkten Urheber der sog. sekundären Geschlechtsmerkmale. Zum Beweis dieser Ansicht wurden zahlreiche Experimente an Tieren vorgenommen (*Tandler, Grosz, Steinach* u. a.), und zwar in dem Sinne, daß man auf verschiedene Art, durch Röntgenisieren, Vasektomie u. a., bis zu einem gewissen Grade den generativen Teil des Hodens vernichtet hat, wogegen die übrigbleibenden interstitiellen Zellen größtenteils erhalten blieben. Sie rufen auch bei diesen Versuchstieren in demselben Maße die sekundären Geschlechtsmerkmale hervor, wie bei normalen Tieren, wo auch der generative Teil des Hodens funktioniert.

Obzwar diese Versuche über sehr vieles belehrt haben und ich sie keineswegs unterschätze, bleibt trotzdem noch vieles unaufgeklärt. Das hauptsächlichste Hindernis beruht darauf, daß man bei diesen Versuchen den generativen Teil vom Interstitium nicht völlig trennen bzw. vernichten kann, und deswegen entbehren diese Versuche einer absoluten Garantie. Sicher aber ist, daß die Entstehung der sekundären Geschlechtsmerkmale meistens an die Gonaden gebunden ist, und daran wird heute niemand zweifeln. Es handelt sich bloß um die allgemein gültige Lösung der Frage, welchem Teile in den Gonaden diese Funktion vorbehalten ist, oder ob hier alle zusammen wirken. Auf der anderen Seite aber ist schon lange der Einfluß der anderen innersekretorischen Organe auf die Entfaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale bekannt. Es ist dies die nachgewiesene Korrelation der Hormone, die gleich wichtig ist für das harmonische Wachstum des Körpers und Aufrechterhaltung der normalen Verhältnisse im Körper, wie die Wechselseitigkeit einzelner Organe selbst.

Wir betrachten also vorläufig die Frage der Genesis und der physiologischen Funktion des embryonalen Interstitiums in dem Sinne für entschieden, daß sie auf chemischem Wege zum größten Teil die sog. sekundären Geschlechtsmerkmale hervorruft.

Schwieriger kann man die Tätigkeit des Interstitiums in der Zeit der geschlechtlichen Reife oder im senilen Hoden beurteilen. Hier ist es nicht möglich, die Bedeutung der interstitiellen Zellen wie in der embryonalen Zeit zu erklären, denn die sekundären Geschlechtsmerkmale sind schon lange definitiv gebildet; umgekehrt verringern sie sich mit dem Alter (z. B. eine Frau nach dem Klimakterium), und trotzdem nehmen die interstitiellen Zellen ständig zu, worin alle Autoren übereinstimmen. Und auch der Umstand, daß die Kastration der Tiere nach der geschlechtlichen Reife oder sogar im Alter einen kleinen Einfluß auf den gesamten Habitus des Körpers hat, wobei sich die sekundären Geschlechtsmerkmale wenig ändern, spricht für meine Vermutung, daß nicht die *genetische*, sondern auch die *physiologische Bedeutung dieser Zellen eine ganz andere ist als die der interstitiellen Zellen in der embryonalen Zeit*. Wir finden in diesem Sinne bei keinem Autor eine Erklärung für die senescenten Hoden, und lesen bloß in verschiedenen Arbeiten, daß die Zahl der Pigmentzellen mit dem Alter zunimmt. Das Pigment betrachten dann die verschiedenen Autoren gleichwie in den Ganglienzellen als eine Erscheinung der Senescenz und bezeichnen es als Abnutzungspigment. Mit einer anderen Art der Erklärung traf ich noch nicht zusammen.

Auf Grund meiner Beobachtungen, nach welchen ich das Interstitium in der Zeit nach der Pubertät, hauptsächlich im senescenten Hoden, als Folge der Zusammenballung von Wanderzellen verschiedener Typen, die hierbei wesentlich ihre Form ändern, betrachte, legte ich mir nun die Frage vor, welche physiologische Tätigkeit diesen so entstandenen interstitiellen Zellen zukommt.

Es ist heute eine gut bekannte Erscheinung, daß jede Entzündung, hauptsächlich mit chronischem Verlauf, ihrem Wesen nach von verschiedenen Blutelementen begleitet wird, zwischen denen niemals unsere lymphoiden Wanderzellen fehlen, die an den entzündeten Stellen ihr Aussehen ändern, indem sie sich stark vergrößern und hierbei in sich besondere Granulationen anhäufen, die verschiedener chemischer Natur sind. Und alle Arten dieser Zellen zeigen eine elektive Affinität zu bestimmten vitalen Farbstoffen. Die Zellen zerfallen nach der Heilung oder Entzündung oder bleiben an derselben Stelle, kehren wieder in das Ruhestadium zurück und liegen hier dann ganz frei zwischen den Bindegewebszellen. Das Signal für die Bildung und Mobilisation der Wanderzellen ist eine gewisse Art des Reizes durch chemische Stoffe, die auf der entzündlichen Stelle entstehen, entweder in Gestalt von Toxinen, die durch die entstehenden Mikroben ausgeschieden werden, oder von Zerfallsprodukten der degenerierenden Zellen an der Entzündungsstelle. Solcher innerer oder äußerer Antriebe für eine Häufung der Wanderzellen können viele sein, und es ist möglich, daß immer durch ein ge-

wisses Reizmittel nur bestimmte Arten dieser Wanderzellen provoziert werden, deren Zweck es ist, die schädlichen Stoffe, die an der Stelle der Entzündung oder des Zellenzerfalls entstehen, zu paralysieren.

Ganz analogisch, nach den Prozessen, die sich bei Entzündungen in verschiedenen Leibesorganen abspielen, versuche ich auch den Grund der Entstehung der interstitiellen Zellen und ihrer Funktion im alternden menschlichen Hoden zu erklären. In jedem Organe eines alternden oder kranken Körpers begegnen wir der Häufung der Abfallsprodukte, die bei einem stockenden Metabolismus entstehen und stets mehr und mehr zunehmen. Diese Erscheinung ist gewöhnlich von verschiedenen Arten der Degeneration von Zellen begleitet, die Fett-, hyaline, amyloide, glykogene Degeneration usw. heißt, und die so entstehenden Zerfallsprodukte des Körpers, soweit sie der Körper nicht selbst entfernen kann, lagern sich allmählich im Körper ab und beschleunigen die gesamte körperliche Degeneration, auf Grund des Gesetzes von der Korrelation der Organe, die hier in dem Sinne gilt, daß, wenn ein Organ in seiner Funktion stockt, es die Beschädigung der übrigen zur Folge hat, was mit der Einstellung des ganzen Vorganges der Lebensfunktionen endigt; und das bedeutet den Tod des Körpers.

Ähnliche pathologische Zustände treffen wir wahrscheinlich auch in jedem alternden Hoden; sie können beschleunigt werden durch die gesamte körperliche Degeneration, wie wir im Falle Kreschl sehen. Hier stelle ich mir den ganzen Prozeß etwa folgendermaßen vor:

Durch die allmähliche Hodendegeneration, hauptsächlich der Zellen im generativen Teile, entstehen toxisch wirkende Zerfallsprodukte durch Zerstörung dieser verschiedenen Arten von Geschlechtszellen, die auf chemischem Wege, geradeso wie wir es bei der Entzündung gesehen haben, Wanderzellen hervorrufen, die sich bisher im Ruhestadium befinden. Auf diese Weise strömen gereizte lymphatische Zellen von verschiedenen Stellen in so einer Menge herbei, wie stark der chemische Reiz war, also in größerer Menge dort, wo es sich um einen wirklichen pathologischen Zustand mit größerer Zellendegeneration und Veränderungen im Hoden handelt. Diese meine Anschauung stimmt gänzlich überein mit den Angaben der Autoren, nach welchen das Interstitium bei verschiedenen chronischen Krankheiten zunimmt, was ich übrigens laut meinen Präparaten auch bestätigen kann. *Der Zweck dieser mobilisierten Wanderzellen, die sich im Hoden in interstitielle Zellen umwandeln, ist also der, die sich hier bildenden toxisch wirkenden Zerfallsprodukte zu paralysieren*; und das geschieht meiner Anschauung nach auf die Weise, daß sie in ihren ursprünglich kleinen Körper (Taf. II, Abb. 3, 9, 10, 11, 12) diese Degenerations- und andere schädigende Produkte aller Art aufnehmen und nun mittels ihrer Lebenskraft auf andere unschädliche Stoffe transformieren, die sich hier im Laufe der Zeit ablagern,

zunächst in Gestalt feiner, später größerer und größerer Granulationen, nämlich der uns schon von früher her durch ihre Morphologie und chemische Zusammensetzung bekannten Pigmente — Lipofuscine (Taf. II, Abb. 22—24). Da aber die Hodendegeneration, wie man mit verschiedenen mikroskopischen Reaktionen feststellen kann, meistens durch regressive Fettveränderung geschieht, sind auch diese Pigmente, die ich als verschiedene Arten von transformierten, schädlich wirkenden Degenerationsprodukten betrachte, einer fettigen Natur und gehören zu den Lipofuscinen, die verschiedene mikrochemische Reaktionen wie die eigentlichen Fette geben. *Derart in Lipofuscine transformierte Stoffe, die in den veränderten Wanderzellen — Polyblasten — abgelagert sind, die ganze Gruppen unter dem Namen Interstitium des alternden Hodens bilden, ruhen hier während längerer Zeit in der Zelle, und nach Zerfall derselben finden wir sie als unschädlich sich verhaltende Pigmente in den intercellularen Räumen; sie werden durch die lymphatischen Wege langsam von dort weggeschwemmt.*

Die durch die Senescenz bedingte Degeneration schreitet aber unbittlich fort, und da ist zum Paralysieren der neu entstehenden schädlichen Stoffe ein beständiges Hinzuströmen von Wanderzellen nötig. Und gerade durch diesen Umstand erkläre ich mir nicht nur die Zunahme der interstitiellen Zellen während der Senescenz des Hodens, sondern auch die Zunahme des Pigmentes, das schon makroskopisch die Schnittfläche diffus färbt, und zwar bräunlich oder schwarzbraun. Wo dann die Atrophie nicht denselben Weg im Organe geht, wie dies im Falle Kreschl (Abb. 3) ist, lagert sich auch das Pigment unregelmäßig ab, was die Ursache der marmorierten Pigmentation ist.

Auf Grund dieser Anschauung über die Entstehung und die Funktion des Interstitiums im alternden menschlichen Hoden muß man auch einen gewissen Standpunkt zu den Interstitien der anderen Tierarten einnehmen, hauptsächlich jener, bei denen sich die Spermatogenese in bestimmten Perioden, z. B. einmal im Jahre, wiederholt, wie das beim Frosch oder Maulwurf der Fall ist. Meiner Ansicht nach kann man nicht ohne weiteres alle interstitiellen Zellen, in denen wir der Geschlechtsdrüse dieser Tierarten während des Lebens begegnen, mit einem Interstitium im senescenten Hoden, von dem ich ausführlicher in meiner Arbeit handelte, homologisieren, und man kann ihnen auch nicht dieselbe physiologische Funktion aus dem Grunde zuschreiben, weil bei Tieren, die einen saisonen Dimorphismus der Gonaden aufweisen, es sich um einen normalen Zustand handelt, der sich bei voller Körperkraft abspielt. Bei diesen Tieren wechselt, wie ich vorne sagte, das morphologische Bild bedeutend nach den verschiedenen Lebensperioden. In der Zeit einer lebhaften Spermatogenese, d. i. in der Zeit der Brunst, über-

wiegt hier schließlich die Pars germinativa — die samenbildenden Kanälchen, die das Interstitium völlig verdrängen (siehe die Arbeit und Abbildungen von *Tandler* und *Grosz*), und erst in der Zeit, wo die Brunst aufhört, kehrt der Hoden in den Ruhezustand zurück, in dem wiederum das Interstitium in bedeutendem Maße die Oberhand gewinnt. Es wechseln bei diesen Individuen im Laufe des Lebens regelmäßig diese Zustände, mit denen wir aber bei dem Menschen und bei Tieren, die ständig geschlechtlich tätig sind, nur einmal im Leben zusammentreffen; dafür aber dauern sie viel länger und gehen langsam einer in den anderen über. Darum kann man keine genauen Grenzen finden, welche übrigens sicher auch bedeutend nach den individuellen Fällen durch Wirkung der Außenwelt, Krankheiten und auch innerer Ursachen schwanken, und wir haben bisher noch nicht das genaue Bild über die morphologischen Veränderungen der interstitiellen Zellen, wie für die Veränderungen, die sich in der Entwicklung des Hodens, z. B. beim Menschen, abspielen, die wir schon von den allerfrühesten embryonalen Stadien bis zur völligen Atrophie ziemlich genau kennen. Dagegen kann man hier aber weit leichter die ganze Entwicklung verfolgen: zuallererst kann man leicht Material verschaffen, und dann genügt es zum vollständigen, einheitlichen Bild, diesen ganzen Cyclus eines gewissen Geschöpfes ein Jahr zu verfolgen, wie es z. B. *Tandler* und *Grosz* beim Maulwurf getan haben. Weiter kann man diese Studien auf Grund aller möglichen Experimente auch auf lebenden Tieren pflegen, was beim Menschen unmöglich ist. Da aber bei den Tieren mit saisonem Dimorphismus der Geschlechtsdrüsen für die ganze Cytomorphose eine ganz kurze Zeit von einem Jahr festgesetzt ist, geschehen hier alle Veränderungen auf stürmische Weise, ja man kann sagen sprungweise, so daß das mikroskopische Bild des Hodens rasch von Tag zu Tag sich ändert und sich leicht verfolgen läßt. Indem ich in der letzten Zeit verschiedene Vertreter beider Gruppen, d. i. Tiere mit jährlicher periodischer Brunst und solche mit dauernder Spermatogenesis, verglichen habe, zweifle ich nicht, daß sich eine Reihe von Tierarten aufstellen lassen wird, die einen allmählichen Übergang von einer Gruppe zur anderen bilden werden, und zwar derart, daß die Zeit der Brunst und der Ruhe beständig schneller während des Jahres abwechseln wird, bis eine lebenslängliche Brunstmöglichkeit eintritt, wie wir bei einigen Tierarten und hauptsächlich beim Menschen sehen. Man kann sagen, daß die Tiere mit periodisch abwechselnder Spermatogenesis sozusagen mehrmals im Leben das Stadium der embryonalen Entwicklung der Geschlechtsdrüsen durchmachen. Wenn nämlich die Spermatogenesis aufhört, kehrt der Hoden, wie ich sagte, in den Ruhezustand zurück. Die letzten Reste der Spermatocyten, Spermatiden und Spermien werden weggeschwemmt, die samenbildenden Kanäle engen sich ein und an ihren Wänden kann man nur eine oder zwei Schichten nicht

differenzierter Urgeschlechtszellen sehen. Inzwischen aber nimmt das Interstitium stark an Dicke zu, um dann in zusammenhängenden Streifen einen bedeutenden Teil des Hodens auszufüllen. Mit diesem Stadium der Ruhe, das sich einige Male im Leben des betreffenden Tieres wiederholen kann, entspricht der Hoden mit seinem morphologischem Bau z. B. völlig dem embryonalen menschlichen Hoden. Darum haben die interstitiellen Zellen bei diesen Tieren eine große Bedeutung für die Entstehung der sekundären Geschlechtsmerkmale, und darum gelingen mit ihnen verschiedene Experimente, *da es sich hier auch wirklich um das ursprüngliche embryonale Interstitium handelt*. Es herrscht aber nicht der geringste Zweifel, daß auch bei diesen Tierarten mit periodischer Spermatogenese einmal eine Erschöpfung der geschlechtlichen Tätigkeit eintreten muß, und dann werden sich sicher auch der gesamte Bau des Hodens und hauptsächlich die Verhältnisse des Interstitiums wesentlich verändern. In dieser Richtung fand ich darüber keine näheren Angaben und ich reserviere mir die nähere Vergleichung der senescenten Hoden dieser Tierarten mit dem atrophierenden menschlichen Hoden auf Grund verschiedener Experimente für meine weiteren Arbeiten.

VII. Schlußbemerkungen.

Beim Studium des Interstitiums, hauptsächlich was die Entstehung des Pigmentes im Hoden anbelangt, fiel mir gleich von Anfang an der Gedanke ein, ob man nicht auf ähnliche Weise auch die bekannte Erscheinung der zunehmenden Pigmentation in ähnlichen Zellen wie im Hoden erklären könnte, was gewiß auch zu einem bestimmten Zwecke geschieht, oder die Folge gewisser physiologischer Vorgänge ist die sich in jedem alternden Organismus abspielen. Aus den Arbeiten *Maximovs*, *Tschaschins* und *Kijonos* entnahm ich, daß die interstitiellen Zellen im senescenten Hoden homologe Gebilde, obschon Polyblasten oder Histiocyten, sind, die sich in reichlichem Maße bei jedem Entzündungsprozeß in einem beliebigen Organe vorfinden. Es sind nur gewisse chemische Impulse an irgendeiner Stelle nötig, und schon mobilisiert der Körper zu seinem Schutze eine Reihe bekannter Elemente, die eine jede Entzündung oder eine ähnliche Veränderung in Gestalt polymorpher Leukocyten begleiten, weiter verschiedene Arten lymphoider Wanderzellen und zum Schluß auch Fibroblasten mit ihren collagenen Fibrillen, die sich hier in gewisser Ordnung und Menge zusammenscharen, etwa nach der Art und Qualität des chemischen Reizes, wonach dann der Pathologe verschiedene Arten der Entzündung unterscheidet.

Es ist bekannt, daß der ganze Körper von einer großen Anzahl lymphoider Zellen durchdrungen ist, die alle dieselbe morphologische Grundlage haben, wie unsere Abb. 12 zeigt, und auf Grund des Gesetzes von der Arbeitsteilung ihr Aussehen und ihre Funktionen derart

ändern, daß wir mit verschiedenen Zelltypen bald in Gestalt kleiner Lymphocyten oder Clasmatoocyten, ein anderesmal Polyblasten, endothelialer Zellen usf. zusammentreffen; aber oben erwähnte ich bereits, daß alle diese Zellen genetisch eine Reihe bilden und danach ein Stadium in das andere, solange es sich nicht um schon differenzierte Zellen handelt, übergehen und sich ändern kann, wie das eben der Organismus benötigt. Mit diesen Zellen treffen wir im ganzen Körper zusammen und zur normalen Zeit hauptsächlich im Ruhestadium. Dies stellte man mit Hilfe verschiedener vitaler Farbstoffe und Methoden fest, die ich schon früher erwähnte und mit denen sich dieser genetisch eng verwandte und zusammenhängende Stamm der lymphoiden Wanderzellen genau spezifizieren läßt, und zwar darum, weil diese Elemente ausschließlich nur in ihrem Protoplasma den injizierten Farbstoff in Form von verschieden gefärbten Granulis sammeln. Danach benennt auch *Goldmann* diesen Typus von Zellen Pyrrholzellen. Mit dieser sehr genauen Methode kann man leicht nicht nur die Anwesenheit dieser Zellen in den einzelnen Organen feststellen, sondern, was wichtiger ist, auch die Genesis auf Grund der spezifischen Affinität zu bestimmten Farbstoffen, auch die genetische Verwandtschaft der Zellen, die sich ihrer Form nach voneinander oft bedeutend unterscheiden, z. B. Lymphocyt (Abb. 12, Nr. 2, 3—13), Polyblast (Taf. II, Abb. 3, 10—21). Mit dieser Methode wurde festgestellt, daß auch die Zellen, die sich im Ovarium und im Hoden vorfinden und die wir als interstitielle Zellen bezeichnen, des gleichen Charakters und Ursprunges sind, wie ich im zugehörigen Abschnitt und auf den Abbildungen Taf. II beschrieb und zeichnete.

Von der Funktion der interstitiellen Zellen des senescenten Hodens gelangte ich zu der Schlußfolgerung, daß es chemische Transformatoren sind, die der alternde Hoden ad hoc aus den Reihen der verschiedenen Arten und Stadien der lymphoiden Körperchen mobilisiert, um hier verschiedene toxisch wirkende Stoffe, die etwa bei der allmählichen Degeneration der Geschlechtselemente entstehen, zu paralysieren. Diese Zellen wachsen auf Grund einer regen Phagocytose und lagern in ihrem Körper verwandelte schädliche Stoffe in Gestalt unschädlicher Pigmente oder anderer Granula desselben Gepräges ab, die hier bleiben, oder nach Zerstörung der Zellen auf den lymphatischen Bahnen weggeschwemmt werden (Taf. II, Abb. 3—24).

Ich glaube, daß man ganz analog die Bedeutung dieser Zellen erklären könnte, die sich bei *entzündlichen Prozessen aller Art* häufen, da es sich um Zellen des gleichen Typus handelt, wo ihnen danach dieselbe Funktion der Umwandlung der Toxine, die von den Mikroben oder anderen toxisch wirkenden Degenerationsprodukten ausgeschieden werden, in ihrem Körper auf unschädliche Stoffe obliegt, wozu mich weiter das Auffinden der *Russellschen Körperchen* in den Plasmazellen führte,

die genetisch auch in die Gruppe unserer Zellen (*Pyrrholzellen*) gehören, und die wir oft bei einer gewissen Art chronischer Entzündung finden. Schon vorne wies ich darauf hin, daß diese plasmatischen Inklusionen, *Russelsche Körperchen* genannt, in vielem auf die Lipofuscine der interstitiellen Zellen des Hodens hindeuten.

Endlich könnte man auf Grund weiterer Erwägungen über den Ursprung der interstitiellen Zellen im Hoden und der Verwandtschaft mit der Reihe der lymphatischen Elemente, als auch über die Häufung von Pigmenten in ihnen, *ihre Bedeutung analogisch auf den ganzen alternenden Organismus* ausdehnen, da auch hier makroskopisch und mikroskopisch sich eine Menge von Pigmenten beinahe in allen Geweben und Organen vorfindet. Ich glaube, auch hier hätte diese Auslegung nichts Gewalttätiges an sich, wenn wir erwägen, daß, gleichwie im senescenten Hoden, so auch in allen anderen Körperteilen im Laufe der Zeit toxisch wirkende Zerfallsprodukte entstehen können, die in gleichem Maße auch einen gleichen Typus lymphoider Zellen hervorrufen können, von denen im Körper stets eine Fülle vorhanden ist, um so entstandene Zerfallsprodukte zu paralysieren, gleichwie wir es beim Hoden und bei der Entzündung gesehen haben, und den Körper so vor einem vorzeitigen Tode zu schützen. Es ist natürlich, daß diese Prozesse bei der körperlichen Seneszenz unter normalen Verhältnissen nur in langsamen Tempo vor sich gehen und daß also auch das Sammeln der Wanderzellen und ihre Verwandlung in phagocytäre Stadien der Polyblasten, in denen sich zum Schluß das Pigment anhäuft, auch langsam geschieht. Demgegenüber spielen sich diese Vorgänge bei Entzündungen stürmisch ab, und das hat wiederum eine schnelle Häufung dieser Zellen zur Folge, weil sich während kurzer Zeit sehr viele Toxine und Zerfallsprodukte bilden. Während sie im jungen Leib bei der Heilung schwinden oder sich den Verhältnissen entsprechend verschiedentlich verwandeln, werden die Degenerationsvorgänge in allen Organen und Geweben des alternenden Körpers, also auch in den Geschlechtsdrüsen, stets ärger. Die Zellen, die voll von Pigmenten sind, können nicht so rasch entfernt werden und neue werden stets mobilisiert durch stets neu sich bildende Zerfallsprodukte, und so nehmen im Alter nicht nur die interstitiellen Zellen im Hoden, die aus den lymphoiden Elementen entstanden sind, zu, sondern wahrscheinlich auf demselben Wege auch in den anderen Organen.

Ich betrachte also die interstitiellen Zellen im senescenten Hoden nicht als irgendeinen besonderen Zelltypus, der spezifisch nur für den Hoden ist (obzwar kein Zweifel besteht, daß auf Grund des Gesetzes von der Arbeitsteilung sie sich in gewisser Richtung verändern können), aber ich sehe in ihnen genetisch und funktionell einen übereinstimmenden Typus mit jener Art von Wanderzellen, die wir im ganzen Körper finden und die nach Bedarf auf bestimmte Orte auf chemischem Wege mobilisiert werden,

um hier Stoffe zu paralysieren, die den normalen Gang des ganzen Körpers gefährden. Damit freilich behaupte ich nicht, daß in verschiedenen Fällen und unter gewissen Zuständen und Differenzierungen diese Wanderzellen daneben nicht auch andere Funktionen haben könnten.

VIII. Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

(Alle Abbildungen sind nach den Präparaten aus senescenten Hoden bei hom. Imm. 2 mm, Ok. IV, gezeichnet.)

I. Lymphoide Zellen (Polyblaste).

Abb. 1. Verschiedene Entwicklungsstadien in den lymphoiden Zellen (Polyblasten).

Abb. 2. Dto. Pigment gelblicher Farbe bleibt ungefärbt.

II. Interstitielle Zellen nach der Methode von Borell.

Abb. 3. Typischer Lymphocyt, im Raume zwischen den Kanälen zusammen mit den übrigen Zellen abgelagert, der uns der Ausgangspunkt zu den anderen Zelltypen ist.

Abb. 4—6. Ursprüngliche durch progressive Metamorphose in große Zellelemente veränderte lymphocytäre Elemente, das sind eigentliche interstitielle Zellen des Hodens, die zahlreiche Granuli enthalten, die sich hier mit Fuchsin färben. Diese Stadien nennt Maximov in verschiedenen Geweben Polyblaste.

Abb. 7. Polyblaste = interstitielle Zellen, bei denen der Kern in zwei neue zerfällt.

Abb. 8. Interstitielle Zellen, die sich im Zustande der Degeneration befinden. Der Kern färbt sich diffus, das übrigegebliebene Plasma nur ganz gering, und die Granuli werden nach Zerfall der ganzen Zelle frei.

III. Interstitielle Zellen nach der Methode von Cajal.

Abb. 9. Kleiner Lymphocyt. *a* ein sich vergrößerndes Übergangsstadium, bisher ohne Pigment. *b* eine gereifte interstitielle Zelle mit lipofuscinigen Pigmentkörnchen von gelber Farbe, die sich nach dieser Methode nicht ändern, worin wir sie vom Melanin unterscheiden.

IV. Interstitielle Zellen von Gefrierschnitten nach der Methode der Färbung mit Scharlachrot.

Abb. 10—19. Verschiedene Grade der ganzen genetischen Reihe für die Entstehung interstitieller Zellen im senescenten Hoden, indem sie mit kleinen Lymphocyten (Abb. 10) beginnt, die sich allmählich vergrößern und in sich Fettstoffe und Pigmente aufstapeln (Abb. 11—17), die zuletzt die ganze erwachsene interstitielle Zelle in Form von groben Pigmentkörnchen, die sich mit Scharlachrot rot färben, ausfüllt, da sie fettiger Natur sind (Abb. 16—19).

V. Interstitielle Zellen nach Färbung nach Giemsa auf Gefrierschnitten.

Abb. 20. Ruhende Wanderzelle — Clasmocyt, der das Übergangsstadium zur interstitiellen Zelle bedeutet.

Abb. 21—23. Verschiedene interstitielle Zellen, deren Pigment nach dieser Methode in seiner ursprünglichen gelben Farbe verharret.

Abb. 24. Interstitium, das aus einzelnen lymphocytären Zellen (den Polyblasten) besteht, die zahlreich das Pigment (Lipofuscin) enthalten, das nach seiner fettigen Natur eine Fettreaktion gibt. *Int* = interstitielle Zellen, *fb* = Bindegewebszellen (Fibroblaste).

VI. Mastzellen aus dem Hoden.

Abb. 25—26. Nach der Methode mit Scharlachrot gefärbt: die Granula bleiben ungefärbt in Form von glänzenden Kugeln.

Abb. 27—28. Mastzellen nach Giemsa's Färbung.

Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarven¹⁾.

1. Einleitung: Versuchsprotokolle; Ergebnisse derselben.

Von

Benno Romeis.

(Aus dem histologisch-embryologischen Institut der Universität München.

Vorstand: Geheimrat Dr. Mollier.)

Mit 17 Textabbildungen und 3 Kurven.

(Eingegangen am 23. Januar 1923.)

Bei der Bedeutung, die im Laufe des letzten Jahrzehntes der Kaulquappenversuch innerhalb der experimentellen Biologie gewonnen hat, überrascht es zu sehen, daß der mikroskopischen Untersuchung dieses für viele Fragestellungen geradezu idealen Versuchsobjektes lange Zeit nur geringe Aufmerksamkeit zuteil wurde. Besonders für Probleme der inneren Sekretion ist von einer eingehenden histologischen Untersuchung der Versuchstiere manch neuer Einblick zu erwarten, da es bei den Größenverhältnissen der Froschlarven leicht möglich ist, den Organismus in seiner Gesamtheit einer lückenlosen Untersuchung zu unterwerfen. Erst in den letzten Jahren hat die Zahl der Arbeiten, die sich nicht nur mit den bei freiem Auge oder bei Lupenvergrößerung zu beobachtenden Veränderungen der äußeren Form befassen, zugenommen.

Von besonderer Bedeutung ist die Frage, inwieweit durch die Verfütterung gewisser Blutdrüsen die innersekretorischen Organe der Larven selbst Veränderungen erleiden. Auch die Feststellung des Zeitpunktes, zu dem sich dieselben morphologisch bemerkbar machen, ist von Wichtigkeit, da sich daraus wieder möglicherweise Rückschlüsse auf die Bedeutung des Organes für die normale Entwicklung anderer Organe gewinnen lassen.

Neben den Veränderungen der Struktur verdienen in gleicher Weise die durch das Experiment veranlaßten Größenveränderungen ernste Beachtung, zumal gerade in letzter Zeit durch Hammar und andere Autoren die Wichtigkeit dieses Faktors bei der Beurteilung der Funktionsleistung der Drüsen dargetan wurde. Auch von diesem Gesichtspunkt aus bieten die Froschlarven besonders günstige Verhältnisse, da sich hier bei den verhältnismäßig geringen Ausmaßen der Tiere auch die

¹⁾ Ausgeführt mit Unterstützung der Notgemeinschaft Deutscher Wissenschaft.

absolute Größe der einzelnen Organe ziemlich genau ermitteln läßt. Allerdings zeigt schon die Durchmusterung der Serienschritte einiger weniger Tiere, daß dazu die Feststellung des Durchmessers einzelner Querschnitte und der Längenausdehnung des Organes nicht genügt. Erst die Berechnung des Kubikinhaltes ermöglicht exakte Vergleiche.

Da nun besonders bei Schilddrüsenfütterung schon kurze Zeit nach Beginn des Versuches wesentliche Unterschiede in der Gesamtgröße der Schilddrüsentiere und der Kontrolltiere auftreten, so müssen, wie ich schon früher betonte, nicht nur die absoluten, sondern auch die relativen Unterschiede in Rechnung gezogen werden. Es ist daher erforderlich, die Größe der zu untersuchenden Organe auch mit der Größe der Tiere in Beziehung zu bringen. Da sich aber das Volumen einzelner Larven volumetrisch schwer in exakter Weise bestimmen läßt, so versuchte ich der Aufgabe dadurch gerecht zu werden, daß zunächst bei jeder Kaulquappe vor der Fixierung das Gewicht des Tieres ermittelt wurde. Des weiteren wurde bei einer größeren Anzahl von Larven das spezifische Gewicht festgestellt, woraus sich dann in Verbindung mit dem jeweiligen Körpergewicht mit Leichtigkeit auch das Volumen berechnen läßt.

Die Gewichtsbestimmung erfolgte mit einer Torsionswaage, wie sie zu den Bangschen Mikroblutbestimmungen in Gebrauch ist. Die Larve wird dazu mit einer Pipette aus der Schale gefischt und der Überschuß des in der Pipette befindlichen Wassers abgespritzt. Mit dem letzten Rest wird das Tier auf einen der zur Blutbestimmung gebräuchlichen Filtrierpapierstreifen gebracht und der Überschuß an Wasser mit weiteren Filtrierpapierstreifen abgesaugt, ohne dabei die Larve selbst zu berühren. Zuletzt wird das Streifchen an die Waage gehängt und gewogen. Nach Notierung der ersten Wägung stößt man die meist zusammenengerollte Larve mit einer geschlossenen Pinzette oder einem Glasstäbchen vom Streifchen in ein darunter gehaltenes, mit Fixierungsflüssigkeit gefülltes Gläschen, wiegt das leere Streifchen nochmals und zieht das Leergewicht vom Anfangsgewicht ab. Nach einigen Versuchen wird man bei gleichen Objekten höchstens Schwankungen von 1—2 mg bekommen. Größere Larven, die bei der Prozedur sich meist wild umherschellen, betäubt man zweckmäßig vorher in etwas Chloroformwasser.

Als Fixierungsflüssigkeit benützte ich meistens das von mir schon früher (1918) angegebene Trichloressigsäuresublimatgemisch, das folgende Zusammensetzung hat:

| | |
|---|----------|
| Gesättigte wässrige Sublimatlösung | 25 Teile |
| Trichloressigsäure (5 %ige wässr. Lös.) | 20 » |
| Formalin | 5 » |

Kleine Larven sind schon nach 2—3 Stunden durchfixiert, größere bleiben 5—24 Stunden in der Lösung. Daran anschließend werden sie

nicht in Wasser, sondern in 90%igen Alkohol übertragen, dem zur Lösung etwaiger Sublimatniederschläge einige Tropfen einer alkoholischen Jodjodkalilösung zugesetzt werden. Zur Entfernung der Trichloressigsäure ist es, zumal wenn die Tiere längere Zeit im Alkohol aufgehoben werden sollen, zweckmäßig, den Alkohol 2—3mal zu erneuern. Die Vorzüge der Fixierungsflüssigkeit bestehen neben der guten Fixierung der eiweißhaltigen Zellanteile darin, daß die äußere Form der Tiere, die z. B. bei Verwendung von *Zenkerscher* Flüssigkeit stark beeinflußt wird, sehr gut bewahrt bleibt. Ferner dringt die gleichzeitig auch entkalkende Lösung sehr rasch durch, was bei der hier notwendigen Fixierung ganzer Tiere wichtig ist. Das nach anderen Fixierungsmethoden zu beobachtende Sprödwerden trat auch nach 1—2jährigem Liegen in Alkohol nicht ein. Wenn wie bei vorliegenden Versuchen oft täglich 10—20 Tiere und mehr fixiert werden müssen, ist auch der Fortfall des Auswaschens in fließendem Wasser sehr wertvoll.

Von den übrigen noch benützten Fixierungsflüssigkeiten möchte ich wegen ihrer Güte noch besonders das Pikrinsäure-Essigsäure-Formolgemisch von *Bouin* hervorheben.

Die Tiere wurden nach der Fixierung unter Aufnahme des Protokolls mit dem binokularen Mikroskop untersucht und in gewissen Fällen gezeichnet. Meistens wurden sie dann durch 96%igen Alkohol, absoluten Alkohol, Alkohol-Benzol, Benzol und Benzol-Paraffin (bei Zimmertemperatur gesättigt) in Paraffin eingebettet. Ein Teil wurde in 90%igem Alkohol oder in dem von *P. Mayer* empfohlenen Terpeneol aufbewahrt. In letzterem bleibt die Färbbarkeit sehr gut erhalten. Zur Einbettung bringt man die Objekte in diesem Fall durch eine Mischung von Terpeneol — absolutem Alkohol (zuerst 2 : 1, dann 1 : 2) in reinen absoluten Alkohol und von hier durch Alkohol-Benzol, Benzol, Benzol-Paraffin in Paraffin. Wenn es nicht eilt, läßt man die Objekte in jeder Flüssigkeit 24 Stunden, in heißem Paraffin 2—3 Stunden. Bei ein- bis mehrjährigem Liegen in Terpeneol wird das Pigment so gebleicht, daß die Tiere vollkommen durchsichtig werden.

Die in Paraffin eingebetteten Tiere wurden in lückenlose Serien (meist Querschnitt) von 7 μ zerlegt, die gewöhnlich mit Hämalaun-Eosin gefärbt wurden. Klebt man die Schnitte nach dem von *Apáthy* angegebenen Verfahren auf (s. *Romeis*, Taschenbuch der Mikrotechnik, § 282, 3), so hat man bei richtiger Ausführung nie den Verlust von Schnitten durch Abschwimmen zu beklagen.

Die Größenberechnung der Drüsen erfolgt in der Weise, daß sämtliche Schnittbilder der betreffenden Organe bei genau festgestellter Vergrößerung mit dem Projektionszeichenapparat auf gutes, gleichmäßig dickes Kanzleipapier abgezeichnet werden. Die Umrisse werden ausgeschnitten und gewogen (= G_1). Dann schneidet man vom gleichen Bogen ein Stück

von bekanntem Flächeninhalt F_1 ab (z. B. 100 ccm) und bestimmt dessen Gewicht (G_2). Daraus berechnet man mit Hilfe der Logarithmentafel nach der Formel $\frac{F_1 \times G_1}{G_2 \times v^3} \times D$ den auf die wirkliche Größe reduzierten Kubikinhalt (v = die Linearvergrößerung, bei der gezeichnet wurde, im Quadrat; D = Schnittstärke).

Die mit der vorliegenden Veröffentlichung beginnende Reihenfolge von Arbeiten wird sich zunächst mit den durch Verfütterung von *Schilddrüse* erzielten Veränderungen befassen. Die mikroskopischen Untersuchungen, über die ich zum Teil schon kurz berichtet habe, erstrecken sich über eine große Anzahl von Versuchstieren bis zurück auf die Jahre 1913 und 1914. Im Laufe derselben zeigte sich immer mehr, daß nicht nur die Menge und Art der zur Einwirkung kommenden Schilddrüsensubstanz, sondern auch die Zahl der Fütterungen und das Alter der Tiere das Ergebnis wesentlich beeinflussen. Daraus ergab sich die Notwendigkeit, zur Grundlage einen Versuch zu nehmen, der unter Verwertung aller in den vorausgehenden Jahren gesammelten Erfahrungen ausgeführt wurde. Absichtlich wurden die Larven dieses Versuches nur mit *frischer* Schilddrüse, nicht mit irgendwelchen anderen Schilddrüsensubstanzen gefüttert, um auf diese Weise eine Grundlage zu bekommen, von der aus sich Vergleiche mit anderen Versuchseinflüssen ziehen lassen. Ferner vermied ich bei diesem Versuch eine allzu starke Einwirkung, um damit nicht die individuellen Verschiedenheiten in der Reaktion der einzelnen Tiere zu verdecken. Zudem wird durch sehr starke Dosierung die Versuchsdauer infolge des raschen Todes der Tiere so sehr abgekürzt, daß sich der Einfluß der Schilddrüsenfütterung nicht genügend auswirken kann.

Zunächst soll in gedrängter Form das Protokoll des Versuches A mitgeteilt werden, in dem lediglich die makroskopisch sichtbaren Veränderungen verzeichnet sind. Die im Laufe des Versuches fixierten Tiere wurden mit Nummern bezeichnet, um später bei Beschreibung der histologischen Veränderungen zur Vermeidung von Wiederholungen einfach auf das Protokoll verweisen zu können. Gleichzeitig wird bei jedem dieser Tiere das vor der Fixierung ermittelte Körpergewicht in Milligrammen vermerkt.

Zwei weitere Protokolle (Versuch B und C) entstammen einer größeren Gruppe von Versuchen, die hauptsächlich in den Jahren 1913—1915 ausgeführt wurden. Sie hatten zum Ziele, den Einfluß der Schilddrüsenwirkung auf sehr junge Embryonalstadien zu untersuchen. Ich habe über die Resultate dieser Versuche schon früher kurz berichtet (1916, 1918).

Da dieselben auch histologisch interessante Ergebnisse zeitigten, zumal im Vergleich mit den Ergebnissen der auf späteren Entwicklungsstadien erfolgenden Fütterungen des Versuches A, so möchte ich an-

schließend an das Protokoll des Versuches A noch zwei Versuche dieser letzteren Versuchsreihe mit ihren Protokollen ausführlicher veröffentlichten. In Versuch B erfolgte die Einwirkung von Jodothylin und von Thyreoideatabletten vom Gastrula- bis zum Neurulastadium, in Versuch C noch früher, nämlich von der Befruchtung bis zum Blastula- und Gastrulastadium.

Versuch A (Versuch Nr. 546).

Material: *Rana temporaria*-Larven aus einem am 17. III. 1921 abgelegten Laich.

Beginn des Versuches: 22. IV. 1921. Alter der Tiere: 36 Tage.

Durchschnittliche Größe der Larven: Gesamtlänge: 20,0 mm; Rumpflänge: 8,0 mm; Rumpfbreite: 5,0 mm.

Entwicklungsstadium: Typisch ausgebildete, kräftige Kaulquappen mit 0,2 mm langen, ungliederten, weißlichen Extremitätenanlagen.

Anzahl der Tiere: 4 Gruppen zu je 22 Larven.

Versuchsordnung:

Gruppe a: Kontrolle. Fütterung mit Pflanzen und Muskel.

* *b:* dient zuerst ebenfalls als Kontrolle; nach 4 Wochen (19. V.) werden die Tiere dann zweimal mit frischer Schilddrüse gefüttert.

* *c:* frische Schilddrüse; die zweimalige Verabreichung von frischer Schilddrüse wird nach 4 Wochen wiederholt.

* *d:* frische Schilddrüse (zweimal zu Beginn des Versuches); dazu kommen als kleine Gruppen:

Gruppe e: frische Schilddrüse (von Gruppe d nach der ersten Schilddrüsenfütterung abgetrennt).

* *f:* frische Schilddrüse (von Gruppe b nach der ersten Schilddrüsenfütterung abgetrennt).

Die Schilddrüsentiere bekommen mit Ausnahme der wenigen Tage, an welchen sie mit Schilddrüse gefüttert werden, das gleiche Futter wie die Kontrolltiere.

Die Wassermenge in jeder Zuchtschale beträgt 1000 ccm, in Gruppe e und f wegen der geringen Anzahl von Versuchstieren nur 500 ccm.

Versuchsprotokoll.

22. IV. 21. *Erste Schilddrüsenfütterung:* Gruppe e und d bekommen je 1 g frischer Rinderschilddrüse. Die Drüsensubstanz wird in mehrere kleine Stücken zerschnitten, die von den Froschlarven eifrig benagt werden. Vor Beginn der Fütterung werden einige von den kleinsten und kräftigsten Tieren des Versuches zur Feststellung des Ausgangsbefundes fixiert (Nr. 3016: 90 mg; Nr. 3017: 122 mg; Nr. 3018: 114 mg).

23. IV. *Wasserwechsel.* Fixierung aus Gruppe a: Nr. 3019: 92 mg; Gruppe c: Nr. 3020: 92 mg. Zwischen den Tieren der einzelnen Gruppen ist äußerlich

noch kein Unterschied festzustellen. Von Gruppe d werden sechs Larven als eigene Gruppe abgetrennt (Gruppe e), um an ihnen zu beobachten, ob die einmalige Verfütterung frischer Schilddrüse bereits zu tiefgehenden Veränderungen führt. Die Kaulquappen dieser Gruppe erhalten deswegen von jetzt ab keine Schilddrüse mehr, sondern nur Pflanzen und Muskelfleisch entsprechend den Kontrolltieren.

24. IV. Keine Änderung des Befundes.

25. IV. *Zweite Schilddrüsenfütterung.* (In gleicher Weise wie am 22. IV.) Die Tiere fressen reichlich von der Drüse. Fixierung aus Gruppe a: Nr. 3023: 109 mg; Gruppe c: Nr. 3024: 94 mg. Die hinteren Extremitätenanlagen sind bei Nr. 3024 etwas länger (Nr. 3023: 196 μ ; Nr. 3024: 301 μ); sonst bestehen zwischen beiden Tieren äußerlich keine Unterschiede.

26. IV. Wasserwechsel. Bei einigen Tieren der Gruppe c und d bleibt das Körperwachstum etwas hinter dem der Kontrollen zurück. Hinsichtlich ihrer Körperform, der Ausbildung des larvalen Freßapparates und der Hautpigmentierung unterscheiden sich die Gruppen jedoch noch in keiner Weise. Fixierung aus Gruppe b: Nr. 3027: 139 mg; Gruppe c: Nr. 3026: 91 mg. Nr. 3027 ist die größte Larve der Gruppe. Die hintere Extremitätenknospe, die äußerlich noch völlig undifferenziert ist, übertrifft jene von Nr. 3026 um ein geringes an Länge (Nr. 3027: 370 μ ; Nr. 3026: 300 μ).

27. IV. Die Larven der Gruppe c und d sind durchschnittlich etwas kleiner. Zur Fixierung wird aus Gruppe a eine mittelgroße (Nr. 3029: 103 mg), aus Gruppe c eine gleich große (Nr. 3028: 103 mg) und aus Gruppe d eine kleine Kaulquappe (Nr. 3030: 81 mg) ausgewählt. Die Extremitätenanlagen sind äußerlich noch undifferenziert, bei den Schilddrüsentieren aber etwas länger (Nr. 3029: 290 μ ; Nr. 3028: 370 μ ; Nr. 3030: 370 μ).

28. IV. Die charakteristische Wirkung der Schilddrüsenwirkung beginnt nun — 6 Tage nach der ersten Einwirkung — stärker hervorzutreten. Die Larven der Gruppen c und d sind deutlich kürzer und schmaler als die der Kontrollgruppen. Am larvalen Freßapparat ist makroskopisch noch keine Veränderung zu erkennen. Die Extremitätenanlagen sind in Gruppe c und d größer, in der Differenzierung kann aber äußerlich noch kein wesentlicher Unterschied festgestellt werden. Die nur *einmal* mit Schilddrüse gefütterten Kaulquappen der Gruppe e sind dagegen von den Kontrollen nicht zu unterscheiden. Fixierung aus Gruppe a: Nr. 3140: 103 mg; Gruppe c: Nr. 3141: 89 mg; Länge der Extremitätenanlagen: Nr. 3140: 400 μ ; Nr. 3141: 600 μ .

30. IV. Verstärkung der Schilddrüsenwirkung. Die meisten Tiere der Gruppe c und d haben Hornkiefer und Häkchen abgeworfen, die am Boden der Schalen aufgefunden werden können. Die Lippen sind verschmälert, die Papillen reduziert. Der Leib hat sich infolge Verkürzung des Spiraldarms verschmälert, desgleichen die Schwanzflossensäume, besonders ventral in der Gegend der Kloakenmündung. Die Extremitätenanlagen sind vergrößert. Sie sind leicht gekrümmt und am distalen Ende etwas verbreitert. Fixierung aus Gruppe c: Nr. 3158: 82 mg. Länge der hinteren Extremitätenanlage: 650 μ .

I. V. Fixierung aus Gruppe a: Nr. 3163: 131 mg; aus Gruppe c: Nr. 3164: 74 mg. Bei der Thyreoidalarve ist der larvale Freßapparat bis auf geringe Papillenreste zurückgebildet. Der Rumpf ist verschmälert. Trotzdem das Tier nur halb so groß ist als die Kontrollarve, übertreffen seine Extremitätenanlagen die der Kontrolle nicht nur hinsichtlich ihres Differenzierungsgrades, sondern auch bezüglich ihres Längenwachstums (hintere Extremität: Ko.: 520 μ ; Th.: 1070 μ), so daß also hier die Größenverhältnisse gerade umgekehrt liegen. Die Hinterbeinanlagen, die bei der Kontrolle noch die Form von weißen, undifferen-

zierten Zapfen besitzen, zeigen bei der Thyreoidealarve bereits deutliche Krümmung. Ihr distales Ende ist abgeplattet, während es bei der Kontrolle noch spitz ausläuft. An der Streckseite macht sich schon leichte Pigmentierung bemerkbar.

4. V. Die charakteristischen Symptome der Thyreoideafütterung haben sich bei der Mehrzahl der Larven der Gruppe c und d noch weiter verstärkt. Der larvale Freßapparat ist völlig verschwunden, am Boden des meist weit aufgesperrten Maules liegt die Zungenanlage als weißliches Zäpfchen. Die Schädel-form ist froschähnlich, die Augen treten stark hervor, die Pigmentierung wird streifig. Die Rumpfkontur ist infolge starker Reduktion des Spiraldarms eingesunken. Die Schwanzflossensäume sind stark verschmälert, an der Schwanzspitze finden Einschmelzungsvorgänge statt. Fixierung von Gruppe a: Nr. 3172: 175 mg. Gruppe c: Nr. 3173: 63 mg. Länge der hinteren Extremität: Nr. 3172: 714 μ ; Nr. 3173: 980 μ . Die letztere ist leicht gebeugt. An der Fußplatte sind die Anlagen der Zehen deutlich zu erkennen.

5. V. Aus Gruppe d wird eine jener Larven fixiert, bei denen der Einfluß der Schilddrüsenfütterung in geringerem Grade auftritt (Nr. 3176: 85 mg). Immerhin ist auch bei ihr der larvale Freßapparat bis auf geringe Reste zurückgebildet. Die Ausbildung der Extremitäten entspricht äußerlich dem bei Nr. 3164 gegebenen Befund. Länge der Hinterbeine: 1210 μ .

7. V. Bei vier Tieren der Gruppe c und fünf der Gruppe d ist je eine vordere (linke) Extremität durchgebrochen; bei vier bzw. zwei Tieren sind beide durchgebrochen. Die metamorphosierten Fröschen sind erheblich kleiner als die Kontrollkaulquappen (Fixierung aus Gruppe a: Nr. 3177: 211 mg; Gruppe d: Nr. 3178: 64 mg und Nr. 3179: 40 mg). Ihre Körpergröße beträgt, wie diese Gewichte zeigen, nur mehr einen Bruchteil des bei Beginn des Versuches vorhandenen Maßes. Trotz dieses Rückganges sind die Extremitäten der Tiere bis in die letzte Zeit hinein noch beträchtlich gewachsen, so daß sie die der dreibis fünfmal größeren Kontrolllarven, wie nachfolgende Zahlen zeigen, nicht nur relativ, sondern auch absolut an Länge übertreffen (Länge der Hinterbeine bei Nr. 3177 [Gr. a]: 910 μ ; Nr. 3178 und 3179: 1430 bzw. 1240 μ). Das gleiche ist hinsichtlich der Differenzierung der Fall, die allerdings hinter dem bei normaler Metamorphose erreichten Grade beträchtlich zurückbleibt.

Die Extremitätenanlagen der Gruppe e, deren Larven nur *einmal* Schilddrüse erhielten, sind nur um ganz geringes weiter entwickelt als bei den Kontrollen. In ihrem sonstigen Äußeren stimmen sie völlig mit den Kontrolltieren überein, auch hinsichtlich ihrer Körpergröße. Die Freßwerkzeuge sind normal ausgebildet.

9. V. In Gruppe d sind bei einem weiteren Tier beide Vorderbeine durchgebrochen. Aus Gruppe a wird eine der kleinsten Larven fixiert (Nr. 3181: 190 mg), aus Gruppe c ein Tier, bei dem das linke Vorderbein durchgebrochen ist (Nr. 3182: 43 mg). Die Länge der Hinterbeinanlagen beträgt bei ersterem 870 μ , bei letzterem 1170 μ .

11. V. Aus Gruppe c wird eine kleine Kaulquappe, bei der das rechte Vorderbein durchgebrochen ist, fixiert (Nr. 3208: 52 mg), dazu zum Vergleich eine mittelgroße Larve aus Gruppe a: Nr. 3207: 226 mg. Auch jetzt sind die Extremitäten des viermal kleineren Thyreoideatieres noch beträchtlich größer (1470 μ gegen 917 μ). Die Extremitäten des letzteren zeigen gut ausgesprochene Gliederung in Oberarm, Unterarm, Hand und Finger bzw. Oberschenkel, Unterschenkel, Fuß und Zehen. Die Streckseiten sind dunkel pigmentiert. Die Extremitätenanlagen der Kontrollkaulquappen sind nur ganz wenig pigmentiert; ihr distales Ende hat sich aber jetzt verbreitert und der Stummel selbst an der der Ellen- bzw. Kniebeuge entsprechenden Stelle leicht gekrümmt; im übrigen sind die Anlagen aber äußerlich völlig undifferenziert.

18. V. Die Thyreoideasymptome haben sich in Gr. c wie d äußerlich nicht mehr wesentlich verstärkt. Bei keiner Kaulquappe ist seit 9. V. ein zweites Vorderbein durchgebrochen, auch nicht bei jenen, bei welchen sich schon seit 7. V. das eine Vorderbein frei gemacht hat. Die Tiere der beiden Gruppen sind durchgehends kleiner als die der Kontrolle; in der Stärke der Größenabnahme und Wachstumshemmung bestehen aber individuelle Unterschiede. Bei einer Anzahl von Tieren ist die Körpergröße noch weiter zurückgegangen. Als Beispiel dafür wird aus Gruppe c Nr. 3227: 36 mg fixiert. Bei einer kleineren Anzahl ist gegenüber dem Ausgangsgewicht eine kleine Zunahme festzustellen (Gruppe c: Nr. 3228: 116 mg), die allerdings der Gewichtszunahme der Kontrolltiere gegenüber nur gering ist. Zum Vergleich mit beiden Tieren wird aus Gruppe a Nr. 3226: 205 mg fixiert. Die Länge der hinteren Extremitätenanlagen beträgt bei Nr. 3226: 1790 μ ; Nr. 3227: 1130 μ ; Nr. 3228: 1470 μ . Die absolute Größe der Extremitäten bleibt bei den Schilddrüsenlarven nun zum erstenmal hinter der Kontrolle zurück. Auch das Wachstum der Extremitäten ist also mehr oder weniger zum Stillstand gekommen. Hinsichtlich der Differenzierung haben sich die äußeren Unterschiede auch mehr oder weniger ausgeglichen, insofern jetzt auch bei den Kontrollen die Anlagen der Finger sichtbar sind. Die schwächer beeinflusste Thyreoideakaulquappe Nr. 3228 zeigt eine auffallende Mischung larvaler und postlarvaler Merkmale. So besitzt das Tier keinerlei larvale Freßwerkzeuge mehr, dagegen noch einen typisch aufgerollten larvalen Spiraldarm ohne Degenerationerscheinungen, während der Darm der Thyreoidealarve Nr. 3227 stark verkürzt und allem Anschein nach bereits umgebaut ist. In Gruppe c stimmen sämtliche Tiere mit der Kontrolle hinsichtlich Wachstum wie Entwicklung vollkommen überein.

Das Ergebnis des bisherigen Verlaufes des Versuches ist also, daß die einmalige Verfütterung von frischer Schilddrüse bei jungen Rana temporaria-Kaulquappen keine nennenswerten Erscheinungen hervorruft. Eine zweite nachfolgende Schilddrüsenfütterung läßt dagegen in kurzer Zeit bei sämtlichen Tieren typische Schilddrüsenmerkmale hervortreten. Ein Teil der Tiere beendet die Metamorphose, bei einem weiteren Teil bricht ein Vorderbein durch, bei einer Minderheit erreichen die Schilddrüsenerscheinungen nur geringere Stärke. Erfolgt dann keine weitere Schilddrüsenfütterung, so bleiben die Tiere auf dem erreichten Stadium mehr oder weniger stehen, wobei die schwächer beeinflussten mit der Zeit auch wieder geringes Wachstum aufweisen können.

Um nun festzustellen, ob die Tiere des gleichen Laiches auf einem späteren Entwicklungsstadium rascher auf die Einverleibung von Schilddrüse reagieren, werden die bisher unbeeinflussten, noch typisch larvalen Tiere der Gruppe b, die kurze in Oberschenkel, Unterschenkel und Fußplatte gegliederte, aber noch gestreckt liegende Hinterbeine besitzen, am 19. V. zum erstenmal mit 1,0 g frischer Rinderschilddrüse gefüttert. Die Larven fressen die Schilddrüse sehr gierig. Gleichzeitig kommt auf die Schilddrüsentiere der Gruppe c zum drittenmal frische Schilddrüse zur Einwirkung, um zu untersuchen, ob sich die bei diesen Tieren schließlich zum Stillstand gekommene Entwicklung dadurch von neuem antreiben läßt. Um die Einwirkung bei diesen, ihrer larvalen

Freßwerkzeuge wegen, zu gewährleisten, wird das zugewogene Schilddrüsengewebe bei Gruppe c im Zuchtwasser zwischen den Fingern in kleine Teile zerquetscht. Dadurch wird eine Zufuhr von Schilddrüsenstoffen zum mindesten durch das Atemwasser sichergestellt; vielleicht findet aber auch durch die Haut des Tieres Resorption statt.

20. V. Wasserwechsel. — 22. V. In Gruppe b ist deutliche Entwicklungsbeschleunigung und Wachstumsstimmung festzustellen. Die Rumpfform ist eigenartig, die Schwanzflossensäume sind verschmälert, die Extremitätenentwicklung beschleunigt. Hornzähne und Hornkiefer sind größtenteils abgeworfen, die Darmspirale verkürzt. Die Empfindlichkeit gegen Schilddrüse nimmt also mit steigendem Larvalalter und zunehmender Annäherung an die Zeit der Metamorphose zu, da bei diesen älteren Larven schon die einmalige Fütterung mit Schilddrüse die charakteristischen Veränderungen nach sich zog, während die Tiere der Gruppe e, die am 23. IV. nach frühzeitiger, einmaliger Schilddrüsenverabreichung von Gruppe c abgetrennt wurden, noch immer keine Symptome der Thyreoideaewirkung aufweisen.

In Gruppe c sind auf die neuerliche Schilddrüsenfütterung hin bei vier Tieren die beiden

Vorderbeine durchgebrochen, während in Gruppe d, deren Tiere seit der zweiten Fütterung am 25. IV. keine Thyreoidea mehr erhielten, der Stand der Entwicklung seit 9. V. unverändert geblieben ist.

23. V. Zweite Schilddrüsenfütterung der Gruppe b und vierte Schilddrüsenfütterung der Gruppe c (je 1 g, in Gruppe b in Stücken, in Gruppe c wie oben ver-

rieben). Vor der Fütterung werden aus Gruppe b acht Tiere als Gruppe f abgetrennt; sie erhalten keine Thyreoidea mehr. 24. V. Wasserwechsel.

25. V. Bei drei Tieren der Gruppe b, die noch aus acht Froschlarven besteht, ist je ein Vorderbein durchgebrochen; in der aus ebensoviel Tieren bestehenden Gruppe f bei zweien. Der Unterschied zwischen Gruppe b und f ist auch sonst nicht sehr groß; in beiden zeigt sich die charakteristische Wirkung der Schilddrüsenfütterung sehr stark. Bei den acht noch lebenden Tieren der Gruppe c sind auf die zwei neuerlichen Schilddrüsenfütterungen hin bei sieben Tieren beide Vorderbeine durchgebrochen. Nur bei einer Larve liegt die rechte vordere Extremität noch unter einer Hautdecke verborgen. In Gruppe d hat sich der äußerliche Befund seit dem 9. V. nicht mehr geändert. Bei den drei Tieren, deren eines Vorderbein bereits damals durchgebrochen war, liegt das andere noch immer unter dem Operculum verborgen. Beim Rest der Tiere liegen sogar noch beide Vorderbeine unter der Hautdecke. Auch an den Ruderschwänzen haben die Resorptionsvorgänge keine Fortschritte mehr gemacht, während sie bei Gruppe c auf die erneute Fütterung hin wieder eingesetzt haben.



Abb. 1a und b. Nr. 3250 aus Versuch A Gruppe e; fixiert am 25. V. 21; einmalige Schilddrüsenfütterung am 22. IV. Vergr. 1:3.

Fixierung aus Gruppe a: Nr. 3245: 237 mg; Gruppe b: Nr. 3246: 82 mg; Gruppe c: Nr. 3247: 46 mg und Nr. 3248: 29 mg; Gruppe d: Nr. 3249: 41 mg; Gruppe e: Nr. 3250: 255 mg. Nr. 3245 und 3250 stimmen hinsichtlich ihrer Entwicklung miteinander, wenigstens äußerlich, völlig überein; auch ihre Größe ist bis auf einen geringen Unterschied zugunsten von Nr. 3250 gleich. Der Entwicklungsstand der Tiere beider Gruppen geht aus Abb. 1a und b hervor, in der die Umrisse der Kaulquappe Nr. 3250 bei sechsfacher Vergrößerung wiedergegeben sind. Die beiden Tiere besitzen noch alle larvalen Organe wie Hornkiefer, Hornhäkchen, Lippen, Papillen, Spiraldarm, Flossensäume usw. in typischer Ausbildung.

Bei Nr. 3246—3249 ist von diesen Larvalorganen äußerlich nichts mehr zu erkennen. Die Tiere sind sehr klein, besonders die der Gruppen e und d; auch die Extremitäten sind klein, aber gut gegliedert. Bei Nr. 3247 und 3249 sind beide Vorderbeine durchgebrochen, bei Nr. 3246 und 3249 nur je ein linkes.

26. V. In Gruppe b sind nur bei fünf Tieren beide Vorderbeine durchgebrochen, in Gruppe f bei dreien. Fixierung aus Gruppe b: Nr. 3258: 113 mg;

Gruppe c: Nr. 3259: 30 mg. Die Umrisse beider Tiere sind bei gleicher Vergrößerung wie Abb. 1 in Dorsal- und Ventralansicht in Abb. 2a und b und Abb. 3a und b wiedergegeben. Das Äußere von Nr. 3258 sieht dem eines normal



Abb. 2a und b. Nr. 3258 aus Versuch A Gruppe b; fixiert am 26. V. 21. Schilddrüsenfütterung am 19. V. und 23. V. Vergr. 1:3.

Abb. 3a und b. Nr. 3259 aus Versuch A Gruppe c; fixiert am 26. V. 21. Schilddrüsenfütterung am 22. IV., 25. IV., 19. V. und 23. V. Vergr. 1:3.

metamorphosierten Fröschchens sehr ähnlich; die verfrühte Metamorphose ist eigentlich nur daran erkenntlich, daß die bei normaler Metamorphose vorhandene Beinlänge noch nicht erreicht ist. Die Hinterbeine stehen auch noch nicht in der charakteristischen Sprungstellung. Der Schwanz ist in Rückbildung begriffen; bekanntlich wird der Ruderschwanz auch bei normalem Entwicklungsverlauf während der ersten Tage nach dem Durchbruch der Vorderbeine resorbiert. Je konzentrierter oder je öfter die spezifisch wirkende Substanz der Schilddrüse auf die Froschlarven zur Einwirkung kommt, desto stärker ist die bereits vor dem Durchbruch der Vorderbeine vor sich gegangene Resorption.

Viel stärker als Nr. 3258 weicht das in Abb. 3a und b wiedergegebene, am 25. V. metamorphosierte Fröschen vom normalen Typus ab, auch abgesehen von seiner Zwerghaftigkeit. Besonders auffallend ist die plumpe Form des Kopfes und der Extremitäten, das starke Vortreten der Augen. Es fehlen jedoch die bizarren Mißbildungen, die man nach sehr starker Schilddrüsenfütterung erhält und die ich in einer vorausgegangenen Arbeit (1918) genau abgebildet habe. Die oberhalb der beiden Vorderbeine sichtbaren Gebilde entsprechen den inneren Kiemen, die durch Resorption der Opercularfalte gewissermaßen wieder

zu »äußeren« wurden. Bei Nr. 3258 kommen sie nicht zum Vorschein, da hier die Hautfalte noch weiter caudalwärts reicht.

27. V. Von den drei noch übrigen Tieren der Gruppe b haben sich zwei verwandelt; eines davon ist tot. In Gruppe c hat das letzte noch lebende Tier die Metamorphose beendet. Gruppe d ist seit 9. V. unverändert. In Gruppe f erfolgte bei zwei Tieren der Durchbruch beider Vorderbeine. Bei zweien ist nur das linke nach außen getreten.

28. V. Metamorphose des letzten Tieres der Gruppe b. Am 29. V. wird das letzte noch überlebende, am 27. V. metamorphosierte Fröschen der Gruppe c fixiert: Nr. 3261: 37 mg; es gleicht äußerlich dem in Abb. 3 gezeichneten, ist aber etwas größer, wie sich ja schon aus dem Körpergewichtsunterschied erkennen läßt (30 mg : 37 mg). Die Reduktion des Schwanzes ist um ein Drittel weiter fortgeschritten. Aus Gruppe d werden zwei Larven, und zwar eine größere und eine kleinere fixiert (Nr. 3263: 62 mg; Nr. 3264: 41 mg). Bei Nr. 3263 liegen beide Vorderbeine noch verborgen, bei Nr. 3264 ist das linke durchgetreten. Abgesehen davon und vom Unterschied hinsicht-

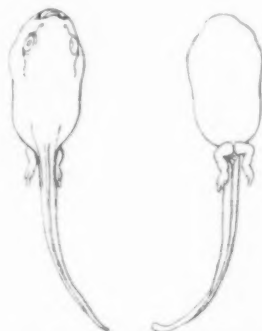


Abb. 4a und b. Nr. 3263 aus Versuch A Gruppe d; fixiert am 28. V. 21. Schilddrüsenfütterung am 22. IV. Vergr. 1:3.

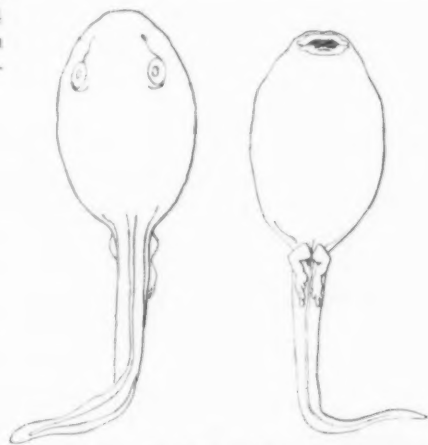


Abb. 5a und b. Nr. 3265 aus Versuch A Gruppe a; fixiert am 28. V. 21. Keine Schilddrüsenfütterung. Vergr. 1:3.

lich der Körpergröße stimmt das Äußere dieser Tiere überein. Zur Kennzeichnung ihres Types wird Nr. 3263 bei gleichem Maßstab wie die in Abb. 1—3 abgebildeten Tiere in Rücken- und Bauchansicht gezeichnet (siehe Abb. 4a und b). Nr. 3263 zeigt sehr deutlich eine Mischung von Symptomen der Thyreoidea-fütterung und larvalen Merkmalen, wie sie für die noch vorhandenen Tiere der Gruppe d charakteristisch ist. Zum Vergleich mit den bisher gezeichneten Tieren wird außerdem noch eine Kaulquappe der Gruppe a fixiert und gezeichnet (Nr. 3265: 278 mg; siehe Abb. 5a und b). Sie entspricht dem Durchschnittstypus der Kontrollgruppe. Bei einzelnen Tieren dieser Gruppe sind die Extremitäten schon etwas größer, bei anderen noch etwas kleiner.

3. VI. In Gruppe f sind bei einem Tier beide Vorderbeine durchgebrochen, in den übrigen Gruppen ist der Befund unverändert.

5. VI. Die Tiere der Gruppe f sind infolge eines Verschens in der Nacht zugrunde gegangen.

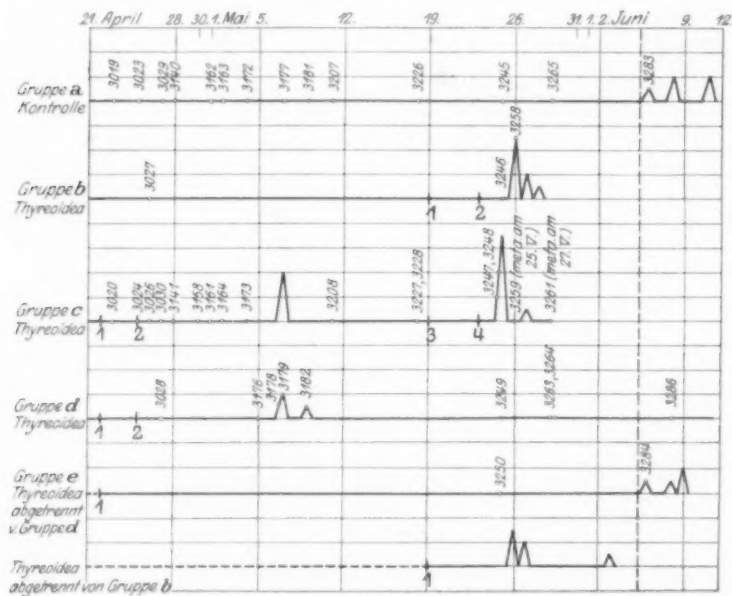
6. VI. Metamorphose je eines Tieres in Gruppe a und e (Fixierung derselben: Gruppe a: Nr. 3283: 145 mg; Gruppe e: Nr. 3284: 181 mg). Beide Fröschen

sind äußerlich völlig normal ausgebildet. Der Schwanz ist bei beiden in Resorption begriffen; er besitzt nur noch die Hälfte der ursprünglichen Länge. Die Hinterbeine stehen in typischer Sprungstellung. Das Kontrolltier Nr. 3283 ist etwas kleiner als Nr. 3284, jedoch ist dieser Größenunterschied, wie die Wägung der später noch metamorphosierten Tiere ergibt, nicht durchgehend. Eine Rolle mag der Umstand spielen, daß die Zahl der Tiere in Gruppe e während der ersten Versuchszeit geringer war, wenn auch versucht wurde, diese Differenz durch Verminderung der Wassermenge auszuschalten.

8. VI. Gruppe a: Metamorphose zweier Tiere (Gewicht: 166 mg und 172 mg); ferner eines in Gruppe e (Gewicht: 165 mg). Aus Gruppe d wird eine kleine Larve zur Untersuchung fixiert (Nr. 3286: 35 mg). Sie gleicht in ihrem Äußeren, abgesehen davon, daß das linke Vorderbein sichtbar ist, dem in Abb. 4 abgebildeten Tier.

9. VI. Metamorphose zweier Tiere in Gruppe e (Gewicht 157 mg und 180 mg). Beide Frösche sind normal entwickelt.

11. VI. Durchbruch der Vorderbeine bei den zwei letzten Kaulquappen der Gruppe a (Gewicht: 170 mg; 182 mg). In Gruppe d sind noch vier Larven vorhanden; bei einer derselben ist seit dem 9. IV. ein linkes Vorderbein durchgebrochen, die übrigen Tiere gleichen dem in Abb. 4 gezeichneten.



Kurve 1.

Der Versuch wird abgeschlossen.

Um den Verlauf des Versuches und den Einfluß der Schilddrüsenfütterung auf den Eintritt der Metamorphose leicht überblickbar zu machen, wurde derselbe noch in Kurvenform zusammengestellt (s. Kurve 1). Dabei wurde, wie ich es schon in früheren Arbeiten tat, die

Metamorphose eines Tieres durch eine Zacke gekennzeichnet. Aus der Höhe der Zacke ist die Zahl der jeweils an einem Tage metamorphosierte Kaulquappen leicht abzulesen. Weiterhin sind in der Kurve die Protokollnummern der fixierten und histologisch untersuchten Tiere eingesetzt. Der Zeitpunkt der einzelnen Schilddrüsenfütterungen ist in Zifferform vermerkt (Dauer einer Schilddrüsenfütterung je 24 Stunden).

Ergebnisse des Versuches:

1. Die einmalige Fütterung junger (36tägiger) *Rana temporaria*-Larven mit frischer Rinderschilddrüse ruft hinsichtlich Entwicklung und Wachstum außer einer geringen, von der Kontrolle bald wieder eingeholten Entwicklungsbeschleunigung keine nennenswerte Wirkung hervor; bei älteren Froschlarven (63tägig) hat dagegen auch eine einmalige Verabreichung die charakteristische starke Entwicklungsbeschleunigung zur Folge.

2. Eine zweimalige Fütterung mit frischer Rinderschilddrüse veranlaßt auch bei jungen Kaulquappen durchgehends das Auftreten starker Thyreoideasympptome.

3. Die Intensität dieser Wirkung ist jedoch individuellen Schwankungen unterworfen; ein Teil der Versuchstiere vollendet wenige Tage nach der zweiten Fütterung die Metamorphose unter Durchbruch beider Vorderbeine; bei einem weiteren Teil kommt es nur zum Durchtreten eines Vorderbeines; beim Rest der Versuchstiere bleiben die Extremitäten, trotzdem auch sie in ihrer Entwicklung stark beschleunigt sind, unter der Hautdecke liegen. Bei zu starker Schilddrüsenmedikation (oftmalige Fütterung mit frischer Drüse, Verfütterung von Schilddrüsentrockensubstanz) werden diese individuellen Empfindlichkeitsabstufungen überdeckt.

4. Folgt auf die zweite Schilddrüsenfütterung keine weitere mehr, so wird der etwa 14 Tage nach der zweiten Fütterung erreichte Entwicklungsstand äußerlich lange Zeit unverändert fixiert, so daß diese Tiere schließlich trotz der anfänglichen Beschleunigung ihrer Entwicklung äußerlich beträchtlich hinter den normalen Kontrolllarven zurückbleiben. Die Beendigung der begonnenen Metamorphose ist gehemmt.

5. Das allgemeine Körperwachstum der Kaulquappen wird durch die zweimalige Schilddrüsenfütterung stark gehemmt. Auch hier treten individuelle Verschiedenheiten auf. Zunächst kommt es durchgehends zu Verlangsamung und Stillstand des Körperwachstums; dann zu einer Abnahme, deren Betrag individuell verschieden ist. Bei einem Teil bleibt die Körpergröße dann dauernd auf dem durch die Schilddrüsenfütterung bewirkten niedrigen Stand stehen; bei einem zweiten, zahlenmäßig kleineren Teil, der stets auch eine schwächere Beeinflussung der Entwicklung zeigt, setzt mit der Zeit wieder Wachstum ein, das aber hinter dem normalen Umfang weit zurückbleibt.

6. Erhalten die durch die zwei ersten Schilddrüsenfütterungen nicht

vollständig zur Metamorphose gebrachten und in ihrer äußeren Entwicklung schließlich auf Wochen hinaus zum Stillstand gekommenen Tiere erneut Schilddrüse, so setzt eine neuerliche Beschleunigung ihrer Entwicklung ein, die nun rasch zum Abschluß der Larvalperiode führt.

7. Bei älteren Larven (etwa 60 Tage alt) wird durch eine zweimalige Fütterung mit frischer Schilddrüse fast ausnahmslos der Durchbruch beider Vorderbeine veranlaßt.

Versuch B (Versuch Nr. 1915/7).

Material: Frisch abgelegter *Rana temporaria*-Laichballen, der am 28. III. 1915 aus einem Tümpel in der Nähe Münchens geholt wurde. Einige Stunden nach dem Einbringen ins Institut tritt die erste Furche auf. Die Eier bleiben dann in einem großen Glasaquarium bei 10–12° C und leicht fließendem Wasser zunächst ihrer weiteren Entwicklung überlassen.

Beginn des Versuches: 30. III. 1915, 12^h a. m.

Entwicklungsstadium: Die Eier haben sich zu kleinen Gastrulae entwickelt, an denen der Urmund durch den runden weißen Dotterpfropf mit freiem Auge noch gut erkennbar ist.

Anzahl der Versuchstiere: Von der Oberfläche des Laichballens werden 90 gleich große und gleich weit entwickelte Embryonen samt ihren Eihüllen abgelöst und gleichmäßig auf drei Gruppen verteilt.

Versuchsanordnung:

Gruppe a: Kontrolle. 800 ccm reines Leitungswasser.

„ **b:** Jodothyron von Bayer-Elberfeld; zwei Tabletten zu je 0,2 g werden in etwas Wasser fein zerdrückt und hierauf in 400 ccm Leitungswasser tüchtig geschüttelt. Dann werden 30 Gastrulae eingelegt.

„ **c:** Thyreoidetabletten von Merck; zwei Tabletten auf 400 ccm Leitungswasser wie bei b.

Um 6^h p. m. werden die Embryonen mit Schere und Pinzette sorgfältig aus ihrer äußeren Eihülle befreit, im übrigen bleiben sie noch weiter der Einwirkung der betreffenden Lösung ausgesetzt.

31. III. 15. 12^h a. m. 24 Stunden nach Beginn der Einwirkung werden die Embryonen mit der Pipette in frisches Wasser übertragen; der Vorgang wird noch dreimal wiederholt, um zu verhindern, daß sich noch nennenswerte Mengen von Jodothyron oder Thyreoidesubstanz im Zuchtwasser befinden. Die Wassermenge beträgt von jetzt ab in jeder Gruppe 1000 ccm. Bei allen Embryonen ist die Medullarlinie angelegt. Irgendwelche Entwicklungsunterschiede zwischen den einzelnen Gruppen sind nicht festzustellen.

1. IV. Wasserwechsel. Entfernung der inneren Eihüllen. Medullarlinie geschlossen. Beginn der Schwanzstummelbildung. Keine Entwicklungsunterschiede zwischen den einzelnen Gruppen.

2. IV. Wasserwechsel. Die Embryonen besitzen längliche Rumpfform mit 3,5–4,0 mm langen Schwanzstummeln. Die äußeren Kiemen sind als kurze

Epithelzapfen erkennbar. Augenblasen und Vornierenwülste treten deutlich hervor. Die Myomeren sind an Rumpf und Schwanz gut zu erkennen. Die Tiere machen von Zeit zu Zeit kleine, ruckweise Bewegungen. Zwischen Gruppe a, b und c besteht, abgesehen von einer geringen Größendifferenz zugunsten der Kontrolltiere, äußerlich kein Unterschied. Maße:

| Gruppe | Nr. | Datum der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|---------------------|----------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 161 | 2. IV. | Kontrolle | 5,7 mm | 4,2 mm | 1,5 mm |
| | 162 | | | 5,8 " | 4,0 " | 1,8 " |
| | 163 | | | 5,8 " | 4,1 " | 1,7 " |
| b | 164 | 2. IV. | Jodothylin | 4,6 mm | 3,6 mm | 1,0 mm |
| | 165 | | | 5,5 " | 4,0 " | 1,5 " |
| | 166 | | | 5,5 " | 4,0 " | 1,5 " |
| c | 167 | 2. IV. | Thyreoiden-tabletten | 5,5 mm | 3,8 mm | 1,7 mm |
| | 168 | | | 5,6 " | 3,8 " | 1,8 " |
| | 169 | | | 5,7 " | 4,0 " | 1,7 " |

3. IV. Wasserwechsel. Die äußeren Kiemen haben sich gleichmäßig weiter entwickelt. Sämtlichen Gruppen wird etwas reine Eihüllengallerte vom Stammlaichballen in die Zuchtchale gegeben.

5. IV. Wasserwechsel. Leib rundlich, äußere Kiemen in voller Entfaltung. Zwischen den drei Gruppen besteht äußerlich kein Unterschied, auch nicht hinsichtlich Größe und Zahl der Kiemenfäden.

6. IV. Die Basis der Kiemenbüschel ist bereits etwas eingezogen. Die Haftscheiben sind groß und voll entwickelt. Die Hornzähne noch nicht ausgebildet. Die caudalen Extremitätenanlagen sind bei Gruppe a und c noch nicht sichtbar, bei Gruppe b dagegen als ganz geringe Verdickungen angedeutet. Die Larven dieser letzteren Gruppe sind durchschnittlich etwas kleiner. Maße:

| Gruppe | Nr. | Datum der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|---------------------|----------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 146 | 6. IV. | Kontrolle | 11,3 mm | 5,3 mm | 6,0 mm |
| | 147 | | | 11,5 " | 5,3 " | 6,2 " |
| b | 148 | 6. IV. | Jodothylin | 11,0 mm | 5,1 mm | 5,9 mm |
| | 149 | | | 11,0 " | 5,1 " | 5,9 " |
| c | 150 | 6. IV. | Thyreoiden-tabletten | 11,5 mm | 5,4 mm | 6,1 mm |
| | 151 | | | 11,7 " | 5,5 " | 6,2 " |

7. IV. Die äußeren Kiemen sind völlig überwachsen; nur bei einzelnen Nachzügeln, wie sie in allen Gruppen vorkommen, sind die äußersten Kiemen spitzen eben noch sichtbar. Am Mundeingang entwickeln sich bei allen Tieren gleichmäßig Lippen, Hornzähne und Hornkiefer. Die Haftscheiben sind in Rückbildung begriffen. Die hinteren Extremitätenanlagen sind in Gruppe a und c als ganz kleine, flache Höcker, in Gruppe b als vorspringende, fast halbkugelige, weißliche Knöpfe sichtbar. Maße nächste Seite, oben.

9. IV. Die Haftscheiben sind bei allen Tieren beinahe völlig zurückgebildet. Die Hornzähne sind bei den Larven der Gruppen a und c schon gut entwickelt, bei den Jodothyrintieren ist ihre Ausbildung schwächer. Bei den letz-

| Gruppe | Nr. | Datum der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|---------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 152 | 7. IV. | Kontrolle | 12,3 mm | 5,5 mm | 6,8 mm |
| | 153 | | | 12,4 " | 5,5 " | 6,8 " |
| b | 154 | 7. IV. | Jodothylin | 11,9 mm | 5,3 mm | 6,6 mm |
| | 155 | | | 12,1 " | 5,3 " | 6,8 " |
| c | 156 | 7. IV. | Thyreoida-tabletten | 12,1 mm | 5,3 mm | 6,8 mm |
| | 157 | | | 12,3 " | 5,4 " | 6,9 " |

genannten Larven ist auch die Kloakenmembran noch nicht durchgebrochen. Maße:

| Gruppe | Nr. | Datum der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|---------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 188 | 9. IV. | Kontrolle | 13,0 mm | 5,6 mm | 7,4 mm |
| | 189 | | | 13,6 " | 5,5 " | 8,1 " |
| | 190 | | | 14,5 " | 5,8 " | 8,7 " |
| b | 191 | 9. IV. | Jodothylin | 13,0 mm | 5,2 mm | 7,8 mm |
| | 192 | | | 13,2 " | 5,3 " | 7,9 " |
| c | 193 | 9. IV. | Thyreoida-tabletten | 14,0 mm | 5,8 mm | 8,2 mm |
| | 194 | | | 14,1 " | 6,0 " | 8,1 " |

13. IV. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen haben sich sehr verstärkt. Die Larven der Gruppen a und c besitzen typisch larvales Aussehen; bei Gruppe b finden sich dagegen schon Anklänge an den Frochtypus. Das tritt besonders auch in der Gestalt des Kopfes hervor, der bei den Jodothyrintieren eine deutliche Verkürzung seiner Längsachse aufweist. Die Kiefergegend ist dagegen verbreitert. Der Unterkieferknorpel springt hufeisenförmig gebogen vor, die Hornzähne sind von den Lippen verschwunden; diese selbst sowie die Papillen sind in Rückbildung begriffen. Die Extremitätenanlagen der Jodothyrintiere lassen dagegen eine sehr deutliche Beschleunigung ihrer Entwicklung erkennen. Bei den Jodothyrintieren werden dieselben von kleinen, weißlichen Stummeln gebildet, die zwar noch keine weitere Differenzierung zeigen, zur Körperlängsachse aber schon in einem Winkel von 45° abduziert stehen. Bei

| Gruppe | Nr. | Datum der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|---------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 170 | 13. IV. | Kontrolle | 16,0 mm | 6,4 mm | 9,6 mm |
| | 171 | | | 16,0 " | 6,5 " | 9,5 " |
| | 172 | | | 16,4 " | 6,4 " | 10,0 " |
| b | 173 | 13. IV. | Jodothylin | 13,2 mm | 5,2 mm | 8,0 mm |
| | 174 | | | 13,8 " | 5,1 " | 8,7 " |
| | 175 | | | 14,1 " | 5,1 " | 9,0 " |
| | 176 | | | 15,0 " | 4,8 " | 10,2 " |
| c | 177 | 13. IV. | Thyreoida-tabletten | 16,9 mm | 6,7 mm | 10,2 mm |
| | 178 | | | 17,2 " | 7,1 " | 10,1 " |
| | 179 | | | 17,4 " | 7,1 " | 10,3 " |

Gruppe a und c haben sie dagegen erst Knospenform. Die durchschnittliche Länge der Anlage beträgt bei ihnen 0,4 mm, bei der Jodothyringruppe 0,6 mm. Auch die Differenzen in der Körpergröße haben sich verstärkt. Maße vorhergehende Seite, unten.

Auch die Entwicklung der Eingeweide läßt schon makroskopisch oder bei Lupenbetrachtung deutliche Differenzen erkennen. Zwar ist die Tellerdarmspirale auch bei den Jodothyrlarven noch ganz gut ausgebildet, das Darmrohr selbst ist aber dünner. Die Gallenblase der Jodothyrlarven ist stärker gefüllt, Leber und Pancreas dagegen kleiner und letzteres schon mehr in die Tiefe verlagert. Die Flossensäume sind verschmälert, die Schwanzspitzen abnorm dunkel pigmentiert.

15. IV. Ein Teil der Jodothyrintiere, und zwar jene, die in ihrer Entwicklung am stärksten beschleunigt waren, liegt morgens tot in der Zuchtchale, während die schwächer beeinflussten noch am

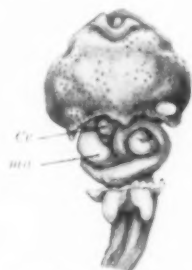


Abb. 6. Nr. 201 aus Versuch B, Gruppe b; fixiert am 15. IV. 15. Einmalige Jodothyreineinwirkung am 30. III. 15. Vergr. 1:6.



Abb. 7. Nr. 199 aus Versuch B, Gruppe a; fixiert am 15. IV. 15. Kontrolle. Vergr. 1:6.

Leben sind. Über das Äußere der stark beeinflussten Larven orientiert am besten Abb. 6, der in Abb. 7 eine normale Kaulquappe aus Gruppe a gegenübergestellt ist. An der geringeren Größe der Jodothyrintiere ist nicht nur eine Reduktion des Schwanzes, sondern auch eine Abnahme der Rumpfgröße beteiligt. Maße:

| Gruppe | Nr. | Datum der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|---------------------|---------------|-------------|------------|--------------|
| a | 158 | 15. IV. | Kontrolle | 16,0 mm | 7,5 mm | 8,8 mm |
| | 159 | | | 16,2 " | 7,0 " | 9,2 " |
| | 160 | | | 16,3 " | 7,1 " | 9,2 " |
| b | 195 | 15. IV. | Jodothyryn | 9,1 mm | 4,8 mm | 4,3 mm |
| | 196 | | | 10,6 " | 4,5 " | 6,1 " |
| | 197 | | | 10,8 " | 4,8 " | 6,0 " |
| | 198 | | | 10,8 " | 4,0 " | 6,8 " |
| | 199 | | | 11,5 " | 4,8 " | 6,7 " |
| | 200 | | | 11,6 " | 4,2 " | 7,4 " |
| | 201 | | | 12,0 " | 4,3 " | 7,7 " |

Die Längsachse des Schädels erscheint stark verkürzt; der Unterkieferknorpel ist hufeisenförmig vorgebogen; Hornzähnen und Hornkiefer sind ab-

geworfen, die Papillen verschwunden. Die Haut ist in der Unterkiefer- und Kiemengegend stark ödematös aufgetrieben. Die Flossensäume sind stark verschmälert und ventral an der Kloake völlig resorbiert. An den Schwanzspitzen starke Einschmelzungen.

Die vordere Extremität ist bei dreien der toten Tiere durchgebrochen, jedoch nur auf der linken Seite. Sie hat die Form eines kleinen, kurzen Stummels, der äußerlich noch ganz undifferenziert ist. Der Vorgang erweist wieder, daß der »Durchbruch« der Vorderbeine nicht auf einer aktiven Beteiligung der Extremität zu beruhen braucht. Der Durchtritt der linken und rechten Vorderbeinanlage ist unter den vorliegenden Versuchsbedingungen nur sehr selten zu beobachten. Ich konnte ihn nur ein einziges Mal in einem Parallelversuch beobachten. Die hinteren Extremitätenanlagen sind leicht gebeugt, zeigen aber sonst äußerlich keine Differenzierung.

Sehr beträchtlich ist die Reduktion des Darmrohrs. Die Magenblase tritt als Auftreibung deutlich hervor, der Dünndarmteil ist hinsichtlich Länge wie Dicke erheblich reduziert. Die Darmspirale besteht bestenfalls noch aus zwei aneinander liegenden Windungen, meist ist sie aber unregelmäßig auseinandergezogen. Die Oberfläche des Darmrohrs zeigt eine feine längsverlaufende Riefelung. Die kleine, dunkel pigmentierte Leber steht im Gegensatz zu der stark gefüllten Gallenblase, die oft die Leber an Größe übertrifft. Das Pankreas ist zu einem kleinen, ventral des Magens gelegenen Knötchen zusammengeschrunpft. Die Genitalleiste ist mit der Lupe eben sichtbar.

17. IV. Die Jodothyrinwirkung tritt nun auch bei den bisher weniger stark betroffenen Tieren der Gruppe b schärfer hervor. Länge der hinteren Extremitäten bei Gruppe b durchschnittlich 2,1 mm, bei Gruppe a und c 1,5 mm. Maße:

| Gruppe | Nr. | Datum der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|---------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 180 | 17. IV. | Kontrolle | 16,0 mm | 6,3 mm | 9,7 mm |
| | 181 | | | 18,8 " | 7,6 " | 11,2 " |
| | 182 | | | 19,0 " | 7,2 " | 11,8 " |
| b | 183 | 17. IV. | Jodothyrin | 15,5 mm | 5,6 mm | 9,9 mm |
| c | 184 | 17. IV. | Thyreoida-tabletten | 17,5 mm | 6,5 mm | 11,0 mm |
| | 185 | | | 19,2 " | 7,3 " | 11,9 " |
| | 186 | | | 19,5 " | 7,5 " | 12,0 " |
| | 187 | | | 19,7 " | 7,6 " | 12,1 " |

Die Kaulquappen der Gruppe c sind also noch immer etwas größer als die Kontrolle, unterscheiden sich aber im übrigen äußerlich nicht von ihnen.

24. IV. Bei drei Tieren der Gruppe b ist je eine linke vordere Extremität durchgebrochen. Dieselbe ist leicht in der Ellbeuge abgelenkt und distal abgeplattet. Die Hinterbeine sind in Oberschenkel, Unterschenkel und Fußplatte gegliedert. Die einzelnen Abschnitte der Hinterbeine stehen zueinander so gebeugt, daß sie zusammen eine caudalwärts offene U-Form bilden. Die die beiden Extremitäten bei normalen Tieren in diesem Alter trennende ventrale Schwanzflosse ist völlig resorbiert. Die Gesamtlänge der hinteren Extremität ist nur mehr um ein geringes größer als bei Gruppe a (2,7 mm gegen 2,5—2,6 mm). Maße nächste Seite, oben.

Am 11. V. zeigen die Jodothyrintiere das in Abb. 8 und 9 wiedergegebene Äußere, während in Abb. 10 eine gleichalte, der Kontrollgruppe entstammende Kaulquappe abgebildet ist. Fürs erste fallen die bedeutenden Größenunter-

| Gruppe | Nr. | Datum der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|---------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 202 | 24. IV. | Kontrolle | 24,0 mm | 10,0 mm | 14,0 mm |
| b | 203 | 24. IV. | Jodothyrin | 15,7 mm | 7,6 mm | 8,1 mm |
| c | 204 | 24. IV. | Thyreoida-tabletten | 24,5 mm | 10,0 mm | 14,5 mm |



Abb. 8. Nr. 206. Versuch B, Gruppe b; fixiert am 11. V. 15. Einmalige Jodothyreineinwirkung am 30. III. 15. Vergr. 1:6.



Abb. 9. Nr. 207. Versuch B, Gruppe b; fixiert am 11. V. 15. Einmalige Jodothyreineinwirkung am 30. III. 15. Vergr. 1:6.

schiede ins Auge. Zwar sind auch die Jodothyrintiere jetzt etwas größer als auf dem in Abb. 6 abgebildeten Stadium; diese Zunahme ist jedoch gegenüber dem Wachstum der Kontrolltiere nur gering. Maße:

| Gruppe | Nr. | Tag der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|------|-------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 205 | 11. V. | Kontrolle | 32,0 mm | 11,4 mm | 20,6 mm |
| b | 206 | 11. V. | Jodothyrin | 15,8 mm | 6,6 mm | 9,2 mm |
| | 207 | | | 13,9 " | 5,7 " | 8,2 " |
| | 207a | | | 15,0 " | 5,8 " | 9,2 " |
| | 207b | | | 15,2 " | 5,7 " | 9,5 " |
| c | 208 | 11. V. | Thyreoida-tabletten | 33,5 mm | 12,0 mm | 21,5 mm |

Trotz dieser Hemmung des Wachstums hat die Entwicklung, wie ein Vergleich der Extremitäten von Abb. 6 und 8 lehrt, gute Fortschritte gemacht. Während die Extremitäten auf jenem Stadium äußerlich nur die ersten Anfänge einer Differenzierung zeigen, sind sie jetzt bis zu den Zehen herab gegliedert. Die Pigmentierung, die Art der Beugung wie der Durchbruch eines Vorderbeines bei Nr. 206 deuten sogar auf einen höheren Grad von Differenzierung hin, als er bei den Kontrolltieren erreicht ist, trotzdem die absolute Länge der Extremitäten in Gruppe a und c die der Gruppe b nunmehr beträchtlich übertrifft. (Durchschnittliche Länge der Hinterbeine: Gruppe a: 6,7 mm; Gruppe b:

3,2 mm; Gruppe c: 10,2 mm. Die Larven der Gruppe c sind durchschnittlich etwas größer und weiter entwickelt als in Gruppe a.



Abb. 10. Nr. 205. Versuch B, Gruppe a; fixiert am 11. V. 15. Kontrolle. Vergr. 1:6.

gen Aussehen völlig normal entwickelten, frisch metamorphosierten Fröschen entsprechen. Im Laufe der nächsten 6 Tage haben sich die meisten Kaulquappen der Gruppen a und c zu Fröschen verwandelt. Davon werden aus Gruppe a zwei (Nr. 211 und 214), aus Gruppe b vier Tiere (Nr. 212, 213, 215, 216) fixiert.

Sehr typisch sind ferner die Veränderungen am Maul, das bei den Kaulquappen der Gruppen a und c noch mit breiten Lippen, Papillen, Hornzähnen und Hornkiefer bewaffnet ist, während bei den Jodothyrintieren von alledem nichts mehr zu sehen ist.

Die Baueingeweide, die bei den Kontrollquappen noch typisch larvalen Charakter zeigen, weisen bei den Jodothyrintlarven die bereits am 15. IV. näher beschriebenen Reduktionserscheinungen auf. Wie ein Vergleich von Abb. 8 und 9 zeigt, kann die Verkürzung des Darmes bei den einzelnen Tieren verschieden stark sein.

Die Jodothyrintiere bleiben meist stundenlang am gleichen Fleck liegen. Nur die forcierten Atembewegungen, die oft von einem Hervorschnellen der kleinen weißlichen Zunge begleitet sind, zeigen, daß die Tiere noch am Leben sind. Auf Reizung hin machen sie einige kurzschlägige, zitternde Bewegungen mit dem Schwanz, um dann wieder regungslos liegen zu bleiben. Da infolge dieser Schwäche ein baldiges Absterben der Tiere zu befürchten ist, werden sie zur histologischen Untersuchung fixiert.

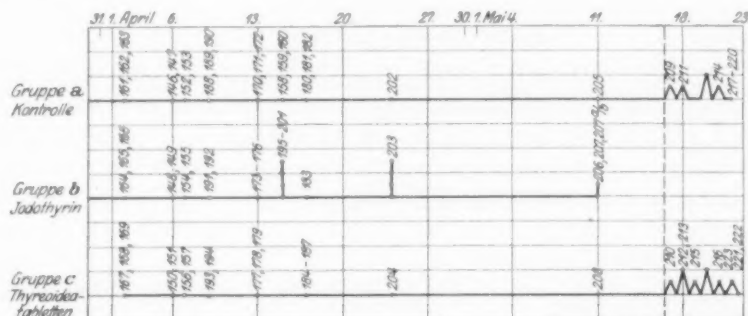
Am 17. V. brechen in Gruppe a und c bei je einem Tier die Vorderbeine durch (fixiert als Nr. 209 und 210). Die Extremitäten sind bei beiden voll entwickelt, wie die Tiere auch in ihrem übrigen

| Gruppe | Nr. | Tag der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|-------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 217 | 23. V. | Kontrolle | 31,0 mm | 12,0 mm | 19,0 mm |
| | 218 | | | 35,5 " | 12,8 " | 22,7 " |
| | 219 | | | 35,0 " | 13,0 " | 22,0 " |
| | 220 | | | 33,0 " | 11,5 " | 21,5 " |
| c | 221 | 23. V. | Thyreoida-tabletten | 34,5 mm | 12,0 mm | 22,5 mm |
| | 222 | | | 33,0 " | 12,5 " | 20,5 " |
| | 223 | meta-morphos. | | 24,5 " | 11,5 " | 23,0 " |

Am 23. V. leben in beiden Gruppen nur noch einige in ihrer Entwicklung etwas zurückgebliebene Tiere, die zur weiteren Untersuchung fixiert werden. Maße vorhergehende Seite, unten.

Auch bei diesen neotonischen Tieren treten zwischen beiden Gruppen keine wesentlichen Unterschiede zutage.

Der Ablauf der Metamorphose in den einzelnen Versuchsgruppen ist aus Kurve 2 ersichtlich, die auch eine Übersicht über die während des Versuches fixierten Tiere gibt.



Kurve 2.

Ergebnisse des Versuches B.

1. Eine einmalige, 24 Stunden lange Einwirkung von Jodothylin (0,4 g auf 400 ccm Wasser), die vom Gastrula- bis Neurulastadium währt, verursacht bei *Rana temporaria* im Laufe der weiteren Entwicklung das Auftreten der für Schilddrüsenfütterung charakteristischen Symptome.

2. Die ersten, äußerlich erkennbaren Anzeichen der Jodothylineinwirkung treten aber erst 7—8 Tage später nach Erreichen eines bestimmten Entwicklungsstadiums auf, nämlich zur Zeit der Rückbildung der äußeren Kiemen. Sie bestehen in einem frühzeitigeren Auftreten der Extremitätenanlagen.

3. In der diesem Zeitpunkt vorausgehenden Periode verläuft die Entwicklung äußerlich vollkommen normal und übereinstimmend mit der Kontrolle.

4. Die Tiere zeigen durchwegs starke Beeinflussung, die sich in Beschleunigung der Entwicklung bestimmter Organe, Rückbildung larvaler Organe und Wachstumshemmung bemerkbar macht. Die Intensität der Wirkung unterliegt jedoch individuellen Schwankungen, so daß man zwischen relativ stärker und schwächer empfänglichen Tieren unterscheiden kann. Die ersteren sterben ziemlich bald an den Folgen der Einwirkung, die letzteren überleben sie längere Zeit, ohne daß sich die durch die Jodothylineinwirkung hervorgerufenen Veränderungen ausgleichen.

5. Bei vielen der Jodothyrintiere kommt es infolge der Resorption des Operculums zu einem verfrühten Durchbruch des linken Vorderbeines,

selbst wenn dasselbe noch ganz klein und undifferenziert ist. Der Durchtritt des rechten Vorderbeines erfolgte unter den vorliegenden Versuchsbedingungen nur äußerst selten.

6. Die Behandlung der Embryonen mit einer Aufschwemmung von Merckschen Thyreoideatabletten (entfetteter Schilddrüsentrockensubstanz) führt in der vorliegenden Konzentration zu keinen wesentlichen Folgeerscheinungen.

Versuch C (Versuch Nr. 1915/4).

Material: 29. III. 1915, 3^h p. m. Ein in Copula befindliches, frisch eingefangenes *Rana temporaria*-Pärchen wird dekapitiert. Die reifen Eier des Weibchens werden in einer flachen Schale ausgebreitet und in bekannter Weise mit dem Sperma des Männchens befruchtet.

Beginn des Versuches: 29. III. 1915, 4^h p. m.

Entwicklungsstadium: Die erste Furche ist noch nicht aufgetreten; die Gallerthüllen beginnen zu quellen.

Anzahl der Versuchstiere: Fünf Gruppen zu je 20 gleich großen Eiern.

Versuchsanordnung:

Gruppe a: Kontrolle. Reines Leitungswasser.

„ **b:** 0,4 g Jodothylin. Dauer der Einwirkung 24^h.

„ **c:** Zwei Thyreoideatabletten von Merck; Dauer der Einwirkung 24^h.

„ **d:** 0,4 g Jodothylin; Dauer der Einwirkung 48^h.

„ **e:** Zwei Thyreoideatabletten von Merck; Dauer der Einwirkung 48^h.

Die Tabletten werden wie in Versuch B in etwas Wasser fein zerrieben und mit 400 ccm Wasser fest durchgeschüttelt. Die Gallerthüllen werden bis auf die innerste Eihülle mit Hilfe von Schere und Pinzette entfernt.

30. III. 4^h p. m. Die Eier der Gruppen a, b und c werden unter sorgfältigem Abspülen der Eihüllen in frisches Wasser übertragen, das nochmals gewechselt wird. Die Eier sämtlicher Gruppen haben sich gleichmäßig zu kleinen Blastulae entwickelt. Unbefruchtete Eier sind nicht vorhanden.

31. III. 4^h p. m. Abspülen der Eihüllen in Gruppe d und e; Übertragen in frisches Wasser (von jetzt ab enthält jede Schale 800 ccm Wasser). Bei diesen wie den Embryonen der anderen Gruppen ist die Urmundbildung im Gang. Hinsichtlich der Größe des Dotterpfropfes, des Durchmessers der Gastrula usw. besteht zwischen den einzelnen Gruppen keine auffallende Differenz.

1. IV. Neuralrinne angelegt. Die Embryonen werden in allen Gruppen mit Schere und Pinzette aus der innersten Eihülle befreit und in frisches Wasser übertragen.

2. IV. Kopf-, Rumpf- und Schwanzstummel sind deutlich erkennbar; die Kiemenanlage ist noch wulstförmig. Zwischen den einzelnen Gruppen besteht kein Entwicklungs- oder Wachstumsunterschied. Täglich Wasserwechsel.

5. IV. Der Rumpf ist länglich. Schwanzstummel noch ohne Flossensaum.

Die äußeren Kiemen sind in Entwicklung. Bei Gruppe e sind die Kiemenfäden durchschnittlich etwas kürzer.

7. IV. Die Kiemenbüschel haben den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Die Haftdrüsen sind gut ausgebildet. Der Leib ist rundlich. Zwischen Gruppe a—e ist äußerlich kein Unterschied feststellbar.

9. IV. Die äußeren Kiemen sind in allen Gruppen vollkommen überwachsen. Ober- und Unterlippe sind deutlich sichtbar und ebenso wie die Kiefer bereits mit feinen Hornzähnen besetzt. Die Haftdrüsen sind bis auf geringe Überreste verschwunden. In Gruppe e geht die Rückbildung etwas langsamer vor sich. Die Extremitätenanlagen sind bei sämtlichen Tieren in Form einer kleinen weißlichen Verdickung sichtbar. Unterschiede in der Entwicklung sind noch nicht deutlich erkennbar; bei den Larven der Gruppen b und d ein geringes Zurückbleiben im Wachstum, dem in Anbetracht der Geringfügigkeit jedoch kein besonderes Gewicht beizulegen ist; in Gruppe c und d ist das Wachstum dagegen eher etwas gesteigert (vgl. nachfolgende Tabelle).

| Gruppe | Nr. | Tag der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|------|-------------------|---|-------------|------------|--------------|
| a | 245 | 9. IV. | Kontrolle | 11,0 mm | 4,0 mm | 7,0 mm |
| | 246 | | | 11,4 " | 4,5 " | 6,9 " |
| b | 247 | 9. IV. | Jodothylin
24 ^h | 10,3 mm | 4,0 mm | 6,3 mm |
| | 248 | | | 11,0 " | 4,0 " | 7,0 " |
| c | 249 | 9. IV. | Thyreoiden-
tabletten
48 ^h | 11,2 mm | 4,0 mm | 7,2 mm |
| | 250 | | | 12,2 " | 4,2 " | 8,0 " |
| d | 251 | 9. IV. | Jodothylin
48 ^h | 10,8 mm | 3,9 mm | 6,9 mm |
| | 252 | | | 11,0 " | 4,0 " | 7,0 " |
| e | 251a | 9. IV. | Thyreoiden-
tabletten
48 ^h | 11,2 mm | 4,1 mm | 7,1 mm |
| | 202a | | | 12,0 " | 4,3 " | 7,7 " |

Am 10. IV. sind geringe Unterschiede in der Größe der hinteren Extremitätenanlagen zu bemerken: sie sind in Gruppe b und d etwas größer.

Wenige Tage später, am 13. IV., treten zwischen den Jodothylingruppen und den übrigen Gruppen auch in der Entwicklung deutliche Differenzen zu Tage. Während sich bei den Kontrolltieren und bei den Larven der Gruppen c und e die Lippen bedeutend verbreitert haben, und die Entwicklung der Hilfsapparate, wie Papillen, Hornhäkchen, Epithelleisten beträchtliche Fortschritte gemacht hat, sind bei den Kaulquappen der Gruppen b und d die Hornzähne auf den Lippen zum Teil völlig verschwunden, zum Teil erheblich reduziert. Auch die Hornkiefer sind mangelhaft. Die Lippen selbst sind beträchtlich verschmälert und die Papillen verkleinert. Der Unterkieferknorpel tritt auffallend stark hervor. Die Darmspirale ist etwas kleiner als bei den übrigen Gruppen. Die Anlagen der hinteren Extremitäten sind sehr deutlich vergrößert. Ihre Länge übertrifft mit 1,6 mm die der Kontrolltiere (1,0 mm) und die der Thyreoidetiere (0,6—0,8 mm). Die am distalen Ende keulenförmig angeschwollenen weißlichen Extremitätenstummel der Jodothylinlarven stehen seitlich abduziert und unterscheiden sich auch dadurch von den schmalen, der Körperwand noch voll anliegenden Extremitätenanlagen der Gruppen a, c und e. Die Maße der zur histologischen Untersuchung fixierten Tiere betragen:

| Gruppe | Nr. | Tag der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|-------------------|--|-------------|------------|--------------|
| a | 253 | 13. IV. | Kontrolle | 12,1 mm | 4,8 mm | 7,3 mm |
| | 254 | | | 12,9 " | 4,9 " | 8,0 " |
| | 255 | | | 12,9 " | 5,0 " | 7,9 " |
| | 256 | | | 13,1 " | 5,0 " | 8,1 " |
| b | 257 | 13. IV. | Jodothylin
24 ^h | 11,8 mm | 4,5 mm | 7,3 mm |
| | 260 | | | 12,0 " | 4,5 " | 7,5 " |
| | 259 | | | 12,1 " | 4,8 " | 7,3 " |
| | 258 | | | 12,8 " | 4,8 " | 8,0 " |
| c | 261 | 13. IV. | Thyreoida-
tabletten
24 ^h | 13,0 mm | 5,1 mm | 7,9 mm |
| | 262 | | | 13,1 " | 5,2 " | 7,9 " |
| | 264 | | | 13,1 " | 5,1 " | 8,0 " |
| | 263 | | | 13,5 " | 5,2 " | 8,3 " |
| d | 267 | 13. IV. | Jodothylin
48 ^h | 11,6 mm | 4,7 mm | 6,9 mm |
| | 268 | | | 12,0 " | 4,7 " | 7,3 " |
| | 266 | | | 12,1 " | 4,4 " | 7,7 " |
| | 265 | | | 12,5 " | 4,9 " | 7,6 " |
| e | 276 | 13. IV. | Thyreoida-
tabletten
48 ^h | 12,1 mm | 4,7 mm | 7,4 mm |
| | 275 | | | 12,9 " | 4,8 " | 8,1 " |
| | 274 | | | 13,0 " | 5,1 " | 7,9 " |
| | 277 | | | 13,1 " | 4,9 " | 8,2 " |

Die Jodothyrintiere bleiben im Wachstum zurück, während die Larven der Gruppen c und e die Maße der Kontrolltiere etwas übertreffen.

21. IV. Diese Unterschiede zwischen den Jodothyrintieren und den Kaulquappen der übrigen Gruppen haben sich noch weiter verstärkt; eine Messung sämtlicher Larven hat folgendes Ergebnis:

| Datum | Gruppe a | Gruppe b | Gruppe c | Gruppe d | Gruppe e |
|---------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 21. IV. | 18,0 | 10,5 | 19,5 | 14,5 | 19,4 |
| | 18,2 | 12,0 | 21,0 | 15,8 | 19,6 |
| | 18,2 | 13,6 | 21,2 | 16,2 | 19,7 |
| | 18,5 | 13,8 | 21,4 | 16,5 | 19,9 |
| | 19,0 | 14,1 | 21,5 | 16,7 | 20,0 |
| | 19,2 | 14,5 | 21,6 | 16,8 | 20,1 |
| | 19,3 | 14,5 | 21,8 | 16,9 | 20,0 |
| | 19,5 | 15,5 | 22,0 | 17,0 | 20,1 |
| | 19,6 | 15,8 | 22,0 | 17,1 | 20,2 |
| | 19,7 | 16,1 | 22,2 | 17,5 | 20,3 |
| | 20,1 | 16,1 | 22,5 | 17,8 | 20,3 |
| | 20,6 | 16,8 | 22,6 | 18,8 | 20,3 |
| | 21,5 | 16,8 | 24,5 | — | 20,6 |
| Durchschnitt: | 19,5 | 14,6 | 21,8 | 16,8 | 20,0 |

Die Reduktion der larvalen Fraßwerkzeuge ist bei den Jodothyrintieren weiter fortgeschritten. Die Hornzähne sind bei den meisten derselben völlig

verschwunden; nur bei einzelnen, bei welchen dann auch die übrigen Erscheinungen schwächer sind, sind Reste davon erhalten. Der Spiraldarm ist der Länge nach noch nicht reduziert; die Windungen verlaufen aber häufig unregelmäßig, und das Lumen des Rohres ist enger als bei normalen Larven. Auf der Serosa



Abb. 11. Nr. 270. Versuch C, Gruppe a; fixiert am 21. IV. 15. Kontrolle. Vergr. 1:6.



Abb. 12. Nr. 271. Versuch C, Gruppe b; fixiert am 21. IV. 15. Einmalige Einwirkung von Jodothylin vom 29. III. - 30. III. Vergr. 1:6.

sind schwarze Pigmentflecken und feine Längsstreifung sichtbar. Das Pancreas ist verkleinert und ebenfalls pigmentiert. Sehr auffallend sind die Unterschiede an den Extremitäten. Obwohl die Jodothyrintiere meist beträchtlich kleiner sind als die Kontrolltiere, sind ihre hinteren Extremitätenanlagen, welche als leicht gekrümmte Stummel abduziert stehen, deutlich größer als die der Kontrolltiere, bei denen sie doch völlig der Körperwand anliegen (Maße: 2,5-3,5 mm bei den Jodothyrintieren; 2,6 mm bei den Kontrolltieren). Gruppe c und e stimmen mit der Kontrollgruppe fast völlig überein. Abb. 11 und 12 dienen zur Darstellung der Formunterschiede zwischen einer Kontrolllarve und einem Jodothyrynsymptome zeigenden Tiere der Gruppe b.

Im weiteren Verlauf des Versuches nehmen die Unterschiede zwischen den Gruppen a, c und e einerseits und den Gruppen b und d andererseits weiter zu. Dabei ist aber zu beobachten, daß sich innerhalb der beiden Jodothyryngruppen immer mehr eine Trennung in zwei verschieden stark beeinflusste Typen geltend macht, insofern bei dem einen Teil der Tiere der Zwergwuchs in ziemlich starkem Grade bestehen bleibt, während bei dem anderen Teil die Wachstumshemmung immer geringer wird. Die volle Größe der Kontrollkaulquappen erreichen allerdings auch sie nicht. Bei diesen letzteren macht sich schließlich sogar eine gewisse Entwicklungshemmung geltend.



Abb. 13. Nr. 281. Versuch C, Gruppe c; fixiert am 12. V. 15. Einwirkung von Thyreoidatabelle vom 29. III. - 30. III. Vergr. 1:6.

12. V. Eine für den Entwicklungsstand der Gruppen a, c und e charakteristische Larve ist in Abb. 13 abgebildet. Die Mundöffnung ist bei diesem Tier noch von zahlreichen Papillen umsäumt. Ober- und Unterlippe sind mit zahlreichen Hornhäkchen bewaffnet und auf beiden Kiefern sind als schwarzer Saum die stark entwickelten Hornzahnleisten sichtbar. Der Leib ist durch das große, flachspiralig aufgewundene Darmrohr dick gebläht. Die übrigen Eingeweide werden von dem Spiraldarm bei der Ansicht von der Bauchseite her fast völlig verdeckt. Nur am rechten Rande ist noch ein Stück der kleinen, noch unpigmentierten Leber und des großen, von der Gastroduodenalschlinge umwundenen ventralen Pancreasteiles sichtbar. Die hinteren Extremitäten zeigen Differenzierung in Oberschenkel, Unterschenkel und Fußplatte, an der auch die Zehenanlagen deutlich erkennbar sind. Der Oberschenkel steht leicht abduziert. Die Fußplatte liegt parallel der Schwanzflosse. Der nicht abgebildete Schwanz zeigt weder an den Flossensäumen noch an der Spitze etwas von Reduktionserscheinungen.



Abb. 14. Nr. 279. Versuch C. Gruppe b; fixiert am 12. V. 15. Einwirkung von Jodothyrim vom 29. III.—30. III. Vergr. 1:6.



Abb. 15. Nr. 282. Versuch C. Gruppe b; fixiert am 12. V. 15. Einwirkung von Jodothyrim vom 29. III.—30. III. Vergr. 1:6.

Diesen eben beschriebenen Froschlerven stehen relativ stark und schwach beeinflusste Jodothyrintiere sowohl in Gruppe b wie in Gruppe d gegenüber. Die ersteren sind, wie die Abb. 14 und 15 zeigen, nicht nur durch ihre erheblich geringere Körpergröße, sondern auch durch Veränderungen an den Larvalorganen gekennzeichnet. Besonders deutlich treten diese an den larvalen Freßwerkzeugen hervor; dieselben sind meist nur mehr in Rudimenten vorhanden; der Unterkiefer ist häufig U-förmig zusammengebogen, das Maul abnorm zugespitzt. Am Darmrohr fällt die Abgrenzung der Magenblase auf, die Verengerung des Dünndarmrohrs, sowie der durchgehends unregelmäßige Verlauf seiner Windungen. Dadurch ist die Leber weniger verdeckt, die ebenso wie das Pancreas ziemlich stark pigmentiert ist. Die Gallenblase ist stärker gefüllt als bei den Kontrollen. Die Extremitäten sind gut differenziert, aber erheblich kleiner als in Gruppe a. Die Flossensäume sind verschmälert.

Die schwach beeinflussten Jodothyrintiere der Gruppen b und d unterscheiden sich von den Normaltieren viel weniger. Sie sind nicht viel kleiner als diese; Maul und Kopf zeigen noch larvalen Typus; das Darmrohr ist zu einer großen Tellerspirale aufgerollt, die Leber ist klein und ebenso wie das große Pancreas und die Darmwandung ohne Pigmentierung. Nur die hinteren Extremitäten sind hinsichtlich ihrer Größe hinter jenen der Kontrollgruppe etwas zurückgeblieben.

Die Maße der fixierten Tiere betragen:

| Gruppe | Nr. | Tag der Fixierung | Beeinflussung | Gesamtlänge | Rumpflänge | Schwanzlänge |
|--------|-----|-------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|
| a | 278 | 12. V. 15 | Kontrolle | 31,0 mm | 10,0 mm | 21,0 mm |
| b | 279 | 12. V. | Jodothylin | 20,8 mm | 6,6 mm | 14,2 mm |
| | 280 | | 24 ^h | 24,5 " | 8,0 " | 16,5 " |
| c | 281 | 12. V. | Thyreoida-tabletten | 32,3 mm | 10,0 mm | 22,3 mm |
| | | | 24 ^h | | | |
| d | 282 | 12. V. | Jodothylin | 17,0 mm | 6,0 mm | 11,0 mm |
| | 283 | | 48 ^h | 28,5 " | 10,0 " | 18,5 " |
| e | 315 | 12. V. | Thyreoida-tabletten | 32,4 mm | 10,2 mm | 22,2 mm |
| | | | 48 ^h | | | |

19. V. Bei drei Tieren der Gruppe c brechen beide Vorderbeine durch. Die Darmischlingen sind bei diesen Tieren noch spiralig aufgerollt, aber stark verengt und etwas pigmentiert. Die Leber ist bei ihnen durchgehends sehr groß und kaum pigmentiert, die Gallenblase stark gefüllt, das Pankreas verkleinert und infolge seiner Verlagerung in die Tiefe von der Bauchseite her nicht mehr sichtbar.

Am 20. V. kommt es auch bei einem der Kontrolltiere zum Durchbruch der Vorderbeine. Im Vergleich zu den metamorphosierten Tieren der Gruppe c ist bei dem Kontrolltier die Leber kleiner und stärker pigmentiert. Außerdem ist der Dünndarm stärker reduziert.

Längenmaße der noch lebenden und noch nicht metamorphosierten Kaulquappen.

| Datum | Gruppe a | Gruppe b | Gruppe c | Gruppe d | Gruppe e |
|---------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 20. V. | 33,5 | 19,2 | 32,7 | 21,5 | 34,0 |
| | 34,0 | 19,6 | 32,8 | 25,4 | 34,5 |
| | 34,4 | 20,8 | 33,3 | 27,4 | 34,8 |
| | 34,5 | 24,1 | 33,4 | 28,9 | 35,0 |
| | 35,0 | 26,2 | 34,0 | 29,7 | 35,2 |
| | 35,0 | 26,9 | 34,1 | 30,4 | 35,4 |
| | 35,2 | 27,5 | 34,2 | 31,8 | 36,2 |
| | 35,5 | 28,2 | 35,4 | 32,1 | 37,0 |
| | 35,8 | — | — | 32,5 | 37,5 |
| Durchschnitt: | 34,8 | 24,1 | 33,7 | 28,7 | 35,5 |

Durchschnittsmaße wie Einzelmaße sind demnach bei den zwei Jodothylingruppen noch immer durchgehends am niedrigsten. Beigefügt sei, daß ihre geringere Größe nicht etwa auf einer Verkürzung des Ruderschwanzes durch Reduktionsprozesse beruht, sondern daß bei diesen Tieren auch die Rumpflänge verringert ist. Selbst die größten der Jodothyrintiere sind immer noch kleiner als die kleinsten Kontrolltiere. Im Gegensatz dazu stehen die Körpermaße bei den Thyreoida-tablettentieren; in Gruppe c kommen sie jenen der Kontrolltiere sehr nahe, in Gruppe e sind sie ihnen sogar etwas überlegen.

Ein weiterer Unterschied ergibt sich aus der Betrachtung der Variationsbreite, die die Körpergröße innerhalb der einzelnen Gruppen aufweist. Sie ist in nachfolgender Tabelle zusammengestellt.

Unterschiede in der Gesamtlänge der kleinsten und größten Tiere.

| Am | Gruppe a | Gruppe b | Gruppe c | Gruppe d | Gruppe e |
|--|----------|----------|----------|----------|----------|
| 21. IV. | 3,6 mm | 6,3 mm | 5,0 mm | 4,3 mm | 1,2 mm |
| 20. V. | 2,3 | 9,0 | 2,7 | 11,0 | 3,5 |
| Durchschnittliches Wachstum vom 21. IV. bis 20. V. | | | | | |
| | 15,3 mm | 9,5 mm | 11,9 mm | 11,9 mm | 15,5 mm |



Abb. 16. Nr. 318. Versuch C. Gruppe b; fixiert am 21. VI. 15. Einmalige Einwirkung von Jodothyris vom 20. III. - 30. III. Vergr. 1:6.

Die Differenz zwischen größtem und kleinstem Tier ist also zweifellos bei den Jodothyrintieren am größten. Ein Vergleich zwischen dem Stand am 21. IV. und am 20. V. zeigt, daß sie in diesen beiden Gruppen im Laufe des Monats nicht unbeträchtlich zugenommen hat, während sich die Größenunterschiede in den anderen Gruppen zu gleicher Zeit verringert haben. Es hängt dies mit der schon oben erwähnten Erscheinung zusammen, daß sich die Jodothyrintiere in zwei verschieden stark reagierende Klassen spalten: In der einen herrscht die typische wachstumshemmende Wirkung auch weiterhin vor, in der anderen kommt es mit der Zeit wieder zu einem mäßigen Wachstum.

In Gruppe a, c und e vollenden die noch vorhandenen Kaulquappen im Laufe der nächsten 14 Tage ziemlich gleichmäßig die Metamorphose. Die Zeitpunkte des Durchbruches der Vorderbeine sind in Kurve 3 (S. 607) zusammengestellt, die auch über die im Laufe des Versuchs fixierten Tiere Aufschluß gibt.

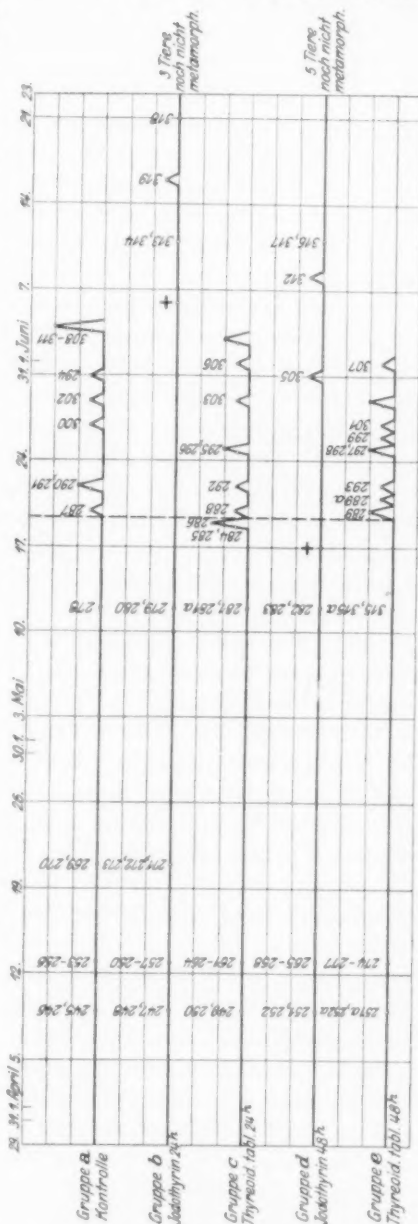
Darnach ist der Ablauf der Metamorphose in den Gruppen c und e beschleunigt, jedoch nur in so geringem Grade, daß die Beschleunigung noch im Bereich der vorkommenden Schwankungen gelegen ist. Auffallend ist jedoch, daß sie nicht nur in diesem, sondern auch in anderen gleichartigen Versuchen beobachtet werden konnte.

Die Untersuchung der Eingeweide der metamorphosierten Tiere aus Gruppe a—e mit dem binokularen Mikroskop ergab, daß das Darmrohr bei allen Tieren in typischer Weise stark verkürzt war, ohne daß sich für die eine oder andere Gruppe Besonderheiten ergeben hätten. Die Magenblase war deutlich ausgebildet, das Pankreas regelmäßig stark

verkleinert und in die Tiefe versenkt. Die Milz war als kleines Knötchen zu sehen. Unterschiede bot das Verhalten der Leber, die bei den drei metamorphosierten Jodothyrintieren am kleinsten und dabei am stärksten pigmentiert war. Sehr groß und hell war sie dagegen bei Gruppe c und e, während die Kontrollfrösche zwischen beiden Befunden die Mitte hielten.

Sehr eindeutig ist der Verlauf der Kurve bei Gruppe b und d, bei denen paradoxerweise die anfängliche Entwicklungsbeschleunigung einer ausgesprochenen Hemmung Platz gemacht hat. Die wenigen zur Metamorphose gelangenden Tiere gehören dem schwächer beeinflussten Typus beider Gruppen an, der sich auch hinsichtlich des Wachstums in geringerem Grade von den Kontrolltieren unterscheidet. Diese Tiere vollenden, wenn auch stark verspätet, die Metamorphose in äußerlich normaler Weise. Die überwiegende Mehrzahl aber bleibt bis zum Abbruch des Versuches am 23. VI. 1915 in der Entwicklung beträchtlich zurück, wobei sie durchgehends kleinere Defekte in der Ausbildung larvaler Organe aufweisen, die sich, wie z. B. die Defekte am Freßapparat, die unregelmäßig gewundene Darmspirale usw., auf die ursprüngliche Jodothyreineinwirkung beziehen lassen.

Über das Aussehen dieser Tiere



orientiert die in Abb. 16 wiedergegebene Froschlarve Nr. 318 (aus Gruppe b, fixiert am 21. VI. 15).

Ergebnisse des Versuches C.

1. Eine einmalige 24—48stündige Einwirkung von Jodothyrin (0,4 g auf 400 ccm H_2O), die kurz nach der Befruchtung beginnt und bis zum Gastrulastadium dauert, verursacht bei *Rana temporaria* nach einiger Zeit Wachstumshemmung und Entwicklungsbeschleunigung.

2. Die ersten, äußerlich erkennbaren Anzeichen der Jodothyrineinwirkung treten erst etwa 12 Tage später nach Überwachung der äußeren Kiemen auf.

3. Bis zu diesem Zeitpunkt verläuft die Entwicklung der Jodothyrintiere übereinstimmend mit der der Kontrolltiere.

4. Die ersten Anzeichen der spezifischen Wirkung bestehen äußerlich in einem rascheren Wachstum der Extremitätenanlagen, dem eine beschleunigte Differenzierung folgt. Gleichzeitig macht sich eine Hemmung des Körperwachstums bemerkbar, die bei einem Teil der Tiere während der ganzen Versuchsdauer stark vorherrscht, während sie sich bei einem anderen nach einiger Zeit wieder mehr und mehr vermindert. An verschiedenen larvalen Organen, wie z. B. an den Freßwerkzeugen, treten mehr oder weniger starke Defekte auf, die nicht mehr ausgeglichen werden.

5. Infolge dieser individuellen Verschiedenheit in der Reaktionsstärke zeigt die Körpergröße der Jodothyrintiere innerhalb einer Versuchsgruppe schließlich eine Variationsbreite, deren Umfang den der normalen Vergleichsgruppe weit übertrifft.

6. Bei einigen der schwach reagierenden Jodothyrintiere kommt es, wenn auch stark verspätet, zu normaler Metamorphose; bei den stärker beeinflussten wird sie dagegen unterdrückt. Die anfängliche Entwicklungsbeschleunigung schlägt bei ihnen in eine Entwicklungshemmung um.

7. Die Behandlung der jungen Entwicklungsstadien mit einer Aufschwemmung von Merckschen Thyreoidetabletten ruft in der angewandten Konzentration keine wesentlichen Folgeerscheinungen hervor.

Besprechung der Ergebnisse.

Einige Unterschiede, die bei einem Vergleich der vorliegenden Versuche auffallen, und zum Teil auch mit Resultaten früherer Versuche nicht ganz übereinstimmen, bedürfen noch einer weiteren Erörterung. So ist bei einer Gegenüberstellung der Versuche B und C zu bemerken, daß die in den Gruppen b und d durch das Jodothyrin hervorgerufenen Veränderungen bei Versuch C viel geringfügiger sind. Die Erklärung dieser Differenz macht keine Schwierigkeit. Denn da sich die Einwirkung des Jodothyryns bei Versuch B vom Gastrula- bis Neurulastadium erstreckte, bei Versuch C aber von der befruchteten, ungefurch-

ten Eizelle bis zum Gastrulastadium, so liegt die Schlußfolgerung nahe, daß der Unterschied dadurch bedingt ist, daß sich die Einwirkung im ersteren Fall auf einem späteren Entwicklungsstadium vollzog als im letzteren. Der spezifische Einfluß des Jodothyryns macht sich also um so stärker geltend, je weiter die Entwicklung zur Zeit der Einwirkung vorgeschritten ist. Diese Folgerung wird durch eine Reihe weiterer Versuche gestützt, in denen die Einwirkung des Jodothyryns teils auf dem Neurulastadium, teils zur Zeit der Schwanzstummelbildung, der Rumpfstreckung oder der Entwicklung der äußeren Kiemenhöcker erfolgte. Dabei kam die Jodothyrinwirkung bei gleicher Konzentration und Einwirkungsdauer um so stärker zum Ausdruck, je höher die zu dieser Zeit von den Embryonen erreichte Entwicklungsstufe war.

Bei der Beobachtung all dieser Versuche, deren ausführliche Veröffentlichung nach der vorliegenden Bekanntgabe der Protokolle B und C wohl überflüssig ist, fällt nun auf, daß der Zeitpunkt, zu dem die Folgeerscheinungen der Jodothyrinbehandlung äußerlich erkennbar werden, bei allen, ob nun die Behandlung frühzeitig oder spät erfolgte, ziemlich übereinstimmt: dieses Entwicklungsstadium ist äußerlich gekennzeichnet durch die Überwachsung und Rückbildung der äußeren Kiemen.

Dieser Befund läßt sich nicht durch die Annahme erklären, daß eben eine gewisse Zeit verstrichen sein muß, ehe sich die Folgen der Einwirkung äußerlich bemerkbar machen können. Denn man kann feststellen, daß die Jodothyrineinwirkung bei Einwirkung auf *Larvenstadien* schon nach 4—5 Tagen deutlich hervortritt, während sich bei Versuch B und C die ersten Anzeichen erst nach 7—12 Tagen bemerkbar machen, trotzdem auch auf jenen frühen Entwicklungsstadien kein Mangel ist an Organen vorübergehender Natur, an denen frühzeitige Rückbildungsvorgänge zum Ausdruck kommen könnten. Warum ist z. B. die Ausbildung und Einschmelzung der Haftdrüsen, der äußeren Kiemen nicht beeinflusst? Man könnte daran denken, daß die Menge des aufgenommenen Jodothyryns um so geringer ist, je früher das Entwicklungsstadium ist, sowohl wegen der geringeren Zahl an Zellen, wie auch wegen der kleineren Hohlräume, in die das Jodothyrin diffundieren und sich ablagern kann. Indessen verkürzt sich dieser Zeitraum der äußerlichen Latenz nicht nur während der Embryonalperiode, sondern auch während der Larvalzeit um so mehr, je weiter das Tier in seiner Entwicklung fortgeschritten ist. Das Alter spielt dabei nicht *die* Rolle, wie der Stand der Entwicklung. Das spricht doch sehr dafür, daß die auf den Schilddrüsenreiz reagierenden Organanlagen und Organe für den Reiz desto empfänglicher werden, je weiter ihre Entwicklung gediehen ist.

Es ist wohl nicht bedeutungslos, daß die Zeit, zu der sich nach Fröheinwirkung der Einfluß des Jodothyryns bemerkbar macht, mit der be-

ginnenden Ausbildung der Schilddrüsenfollikel zusammenfällt. Die Reaktion der Organanlagen auf den Schilddrüsenreiz setzt also auffallenderweise gerade zu einem Zeitpunkt ein, in dem der Beginn einer Schilddrüsensekretion anzunehmen ist¹⁾.

Ein weiterer Unterschied, der bei einem Vergleich der Versuche A, B und C bemerkbar ist, besteht darin, daß bei Versuch A (Gruppe e) die einmalige Verabreichung von Schilddrüsensubstanz bei jungen Larven von keinem wesentlichen Erfolg begleitet war, während in Versuch B (Gruppe b) und C (Gruppe b und d) die einmalige Einwirkung hinreichte, um charakteristische Symptome hervorzurufen, trotzdem diese Embryonen viel jünger waren. Eine zwanglose Erklärung ergibt sich daraus, daß in Versuch A frische Schilddrüse, in B und C aber Jodothylin zur Einwirkung kam. In früheren Versuchen habe ich aber bereits gezeigt, daß bei Verwendung von Jodothylin oder getrockneter Schilddrüsensubstanz eine einmalige Fütterung zur Hervorrufung der charakteristischen Symptome hinreicht, wohl anscheinend deshalb, weil dabei infolge der konzentrierten Form die wirksame Substanz in größerer Menge aufgenommen wird, als es bei frischer Schilddrüse der Fall ist. Dem Ausfall in Gruppe e des Versuche A widersprechen aus diesen Gründen auch nicht die Ergebnisse der Versuche von *Jarisch* (20), da dieser zur einmaligen Fütterung die Schilddrüsen-tabletten von *Burroughs, Wellcome u. Co.* verwendete, die nach meinen Untersuchungen (15) zu den wirksamsten Trockensubstanzpräparaten gehören.

Gerade bei dieser Art der Fütterung tritt aber sehr leicht Überdosierung ein, wodurch sich dann der Ablauf der Schilddrüsenwirkung sehr stürmisch gestaltet und die abbauende Wirkung die Überhand gewinnt, während man bei mäßig starker Dosierung, wie sie z. B. bei zweimaliger Fütterung von frischer Schilddrüse gegeben ist, sehr leicht beobachten kann, daß sich die charakteristische Schilddrüsenwirkung in zwei Komponenten zerlegen läßt: eine, die auf den Abbau der larvalen Organe hinzielt, und eine, die die Entwicklung definitiver Organe beschleunigt. Nun gibt es allerdings Folgeerscheinungen, die auf den ersten Blick als Wirkungen letzterer Art erscheinen, in Wirklichkeit aber der ersteren Klasse zuzurechnen sind. Dazu gehört der »Durchbruch« der Vorderbeine, der meist als Symptom der Entwicklungsbeschleunigung aufgefaßt wird. Durch die vorliegenden Versuche wird einwandfrei erwiesen, daß beim »Durchbruch« der Vorderbeine das *Wesentliche* in der

¹⁾ Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß schilddrüsenlose Froschlarven auf Schilddrüsenfütterung nicht reagieren können; denn Froschlarven, deren Schilddrüsen operativ entfernt wurden — die ersten Exstirpationsversuche mit positivem Erfolg, nämlich Hemmung der Metamorphose, machte ich übrigens schon 1914 (s. *Naturwissenschaften* 1920, S. 866) — werden durch nachträgliche Schilddrüsenfütterung zur Metamorphose gebracht. *Allen* (20); *E. R. Hoskins* und *M. M. Hoskins* (20); *W. Schulze* (22).

Resorption der Operkularmembran besteht. Denn wir sehen, daß unter dem Einfluß der Schilddrüsenwirkung sowohl in Versuch A wie B die Vorderbeine sichtbar werden, obwohl sie infolge ihrer geringen Größe noch gar nicht imstand sind irgendeinen mechanischen Einfluß auf die Operkularmembran auszuüben. Auch der Umstand, daß es oft nur auf der einen Seite zu einem Freiliegen der Vorderbeinanlage kommt, auf der anderen nicht, obwohl beide Beine in ihrer Ausbildung und Größe natürlich übereinstimmen, spricht dafür. In diesen Fällen ist die resorptive Wirkung zum Stillstand gekommen; sie wird durch neuerliche Schilddrüsenzufuhr aber wieder in Gang gebracht (vgl. Versuch A, Gruppe c). Ungeklärt ist die Frage, warum die Resorption des Operculums bei Thyreoidcatieren fast immer auf der *linken* Seite beginnt. Der Hinweis darauf, daß hier bei *Rana temporaria* das Kiemenloch liegt, bringt keine eigentliche Lösung, sondern nur eine Verschiebung der Frage, zumal in Fällen, in welchen keine aktive Mitwirkung der Extremitäten anzunehmen ist.

Auf die Bedeutung des Resorptionsvorganges für das Sichtbarwerden der Vorderbeine hat schon *Jarisch* (20) aufmerksam gemacht. Der Autor behauptet sogar, daß bei der beschleunigten Entwicklung nach Schilddrüsenfütterung die raschere Rückbildung der Larventeile das Wesen der Veränderung ausmacht und nicht die rascher zunehmende Differenzierung. Er beruft sich dabei auf das Abwerfen der Hornschnäbel, die Rückbildung des Schwanzes, und schreibt weiter: »Was weiter das Erscheinen der vorderen Extremität betrifft, so liegt auch hier keine eigentliche Entwicklung vor. Davon kann man sich überzeugen, wenn man bei einem nicht mit Schilddrüse gefütterten Kontrolltier die Kiemenhöhle eröffnet: man findet dort ein Beinchen, das ebenso aussieht wie das äußerlich sichtbare des Schilddrüsentieres. Noch deutlicher lehrt dies der Vergleich der histologischen Präparate. Größe, Reifung und Ausbildung des Pigmentes der Extremitäten ist bei beiden Tieren die gleiche.« Diesen letzten Sätzen von *Jarisch* kann ich nicht beipflichten. Ihrer Richtigkeit widersprechen die vorliegenden wie auch zahlreiche meiner früheren Versuche, in denen ganz zweifellos eine beträchtliche Weiterentwicklung sowohl der vorderen wie der hinteren Extremitäten nachzuweisen war. Der zweite Teil meiner Arbeit wird mir Gelegenheit geben, auch die Angaben von *Jarisch* hinsichtlich der histologischen Struktur der Extremitäten als nicht allgemein gültig zu erweisen. Gerade histologisch lassen sich zahlreiche Beobachtungen beibringen, die sehr deutlich den entwicklungsbeschleunigenden Einfluß erweisen, wie z. B. die beschleunigte Ausbildung der Zunge, der Hautdrüsen, der Mundhöhlendrüsen u. a. m.

Jarisch gibt im übrigen in nachfolgenden Absätzen seiner Arbeit selbst zu, daß nach der Schilddrüsenfütterung eine raschere Weiter-

entwicklung stattfindet. Dieselbe wird aber nach dem genannten Autor erst dann richtig bemerkbar, wenn die Larventeile verschwunden sind. Er nimmt daher an, daß diese Beschleunigung der Entwicklung nicht mehr als direkte Reizwirkung der verfütterten Thyreoidea aufzufassen ist, sondern durch den Abbau der larvalen Organe ausgelöst wird. Auch dem kann ich nicht beistimmen. Die Prozesse laufen im allgemeinen nicht nacheinander, sondern nebeneinander ab. Zwar ist es selbstverständlich, daß z. B. das definitive Darmepithel sich erst dann voll ausbilden kann, wenn das larvale degeneriert und zum Teil auch schon abgestoßen ist. Andere Vorgänge aber, wie z. B. die Beschleunigung der Extremitätenentwicklung, können schon stark ausgeprägt sein, während gleichzeitig eine ganze Reihe von Larvalorganen, wie Hornkiefer, Spiraldarm, Ruderschwanz, Kiemen noch voll entwickelt sind.

Noch deutlicher tritt diese aufbauende Reizwirkung der Schilddrüsenfütterung bei der mikroskopischen Untersuchung der Frühstadien hervor, an denen sich die resorptiven Prozesse noch nicht bemerkbar machen. Wie ich an einer großen Zahl von Präparaten durch Zählungen feststellen konnte, ruft die spezifisch wirkende Substanz der Schilddrüse nämlich anfänglich eine vermehrte Zellteilung hervor, die eines der ersten Zeichen ist, durch das der spezifische Einfluß der Schilddrüsenfütterung morphologisch erkennbar wird. Dieser Kernteilungsreiz erstreckt sich jedoch nicht über den ganzen Organismus; er ist vielmehr auf ganz bestimmte Bezirke beschränkt, die den Anlagegebieten bleibender Organe entsprechen. Um einige Beispiele anzuführen, nenne ich die Anlagen der Extremitäten, der Hautdrüsen, der Zunge, der Nasal- und Intermaxillardrüsen. Die Zählungsergebnisse, die diese Sätze beweisen, sollen in einem späteren Abschnitt meiner Arbeit veröffentlicht werden.

In einer mir erst vor kurzem durch den Hinweis von *Biedl* (22) bekannt gewordenen Arbeit hat unterdessen auch *Lim* (20) eine Steigerung der Zellproliferation bei den mit Schilddrüse gefütterten Froschlarven festgestellt. Ferner weist *Champy* (22) jüngst in bestimmten Organbezirken eine Vermehrung der Mitosen nach.

Diesen Feststellungen widerspricht es nicht, daß sich bei der Einwirkung einer wässrigen Aufschwemmung von *Thyreoideatabletten* auf sehr junge Embryonalstadien ein Aussetzen der Mitosen feststellen läßt (*Romeis* 1916). Denn diese Hemmung der Zellteilungstätigkeit hat mit einer spezifischen Wirkung der Schilddrüse nichts zu tun. Sie wird vielmehr durch unspezifische Beimengungen verursacht, die größtenteils sogar anorganischer Natur sind (s. u.). Bei frischen, ungereinigten Extrakten mögen auch Fett- oder Lipoidsubstanzen eine Rolle spielen. Die Hemmung der Kernteilung dürfte in einer Störung des osmotischen Gleichgewichtszustandes begründet sein, wofür auch die bei Einwirkung stark konzentrierter Aufschwemmungen beobachtete Auftreibung junger Em-

bryonalstadien spricht, die bis zum Bersten der Gastrulakugel und zur Auflösung der Zellen gehen kann.

Die Hemmung der Kernteilung hat natürlich auch eine Hemmung der Entwicklung zur Folge. Dadurch stehen die Versuche mit Schilddrüsentabletten, über die ich 1916 berichtet habe, in Gegensatz zu dem Verhalten der Gruppen c bzw. c und e der Versuche B und C, in welchen von einer Entwicklungshemmung nichts zu beobachten war. Der Unterschied ist in der Konzentration begründet, in der die Tablettenaufschwemmung zur Einwirkung gelangte. Dieselbe ist in Versuch B und C erheblich niedriger als bei den 1916 veröffentlichten, bei denen Aufschwemmungen von drei bis zwölf Tabletten (*Merck*) in 100 ccm H₂O mehrere Tage lang zur Einwirkung kamen. Wie schon erwähnt, wird die bei letzteren beobachtete Entwicklungshemmung nicht etwa durch eine spezifische organische Substanz hervorgerufen. Das ergibt sich daraus, daß auch der im Wasser aufgenommene Rückstand veraschter Schilddrüsentabletten eine fast gleich starke Entwicklungshemmung verursacht.

Zum Beweise dienen die Photographien eines bereits 1914 ausgeführten Versuches (Abb. 17a—c). Gruppe a zeigt die normal entwickelten Kontrolltiere; Gruppe b Embryonen, die drei Tage hindurch einer wässrigen Suspension von *Merckschen* Schilddrüsentabletten ausgesetzt waren (sechs Tabletten auf 100 ccm H₂O); Gruppe c endlich Embryonen, die sich ebensolange in einer Suspension der Asche von sechs Tabletten befanden. Wie man sieht, ist nicht nur in Gruppe b, sondern auch in Gruppe c die Entwicklung gegenüber der normalen Vergleichsgruppe beträchtlich gehemmt. Während die letzteren schon voll entwickelte äußere Kiemen, einen rundlichen Rumpf und einen mit Flossensäumen versehenen Ruderschwanz besitzen, ist bei den viel kleineren Embryonen der Versuchsgruppen die Kiemenanlage noch klein, der Rumpf länglich, der Schwanzstummel eben erst angelegt. Eine noch stärkere Hemmung der Entwicklung konnte bei Einwirkung von ungereinigten, konzentrierten wässrigen Extrakten beobachtet werden. Alkoholische Gesamtextrakte, die nach Abdampfen des Alkohols in Wasser aufgenommen wurden, wirkten ähnlich. Zuweilen kam es dabei zu Auftreibungen und zum Platzen der Gastrulae. All diese Veränderungen sind jedoch nicht auf die Wirkung eines spezifischen Schilddrüsenhormones zurückzuführen.

Aus dem Dargelegten ergibt sich, warum einige Versuchsergebnisse *Groebbels'* mit den meinigen nicht übereinstimmen. *Groebbels* brachte

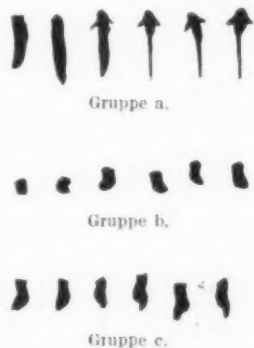


Abb. 17. (Erklärung siehe Text.)

befruchteten Laich in Wasser bzw. in Wasser mit Schilddrüsenextraktzusatz. Bei letzterem beobachtete *Groebbel's* zunächst eine Hemmung der Entwicklung, die meinen Angaben zu widersprechen scheint, weil *Groebbel's* meine früheren Angaben über die durch Extraktbehandlung bei Embryonen hervorgerufene Entwicklungshemmung entgangen sind. Später, nach 20 Tagen, zeigen Extrakttiere *Groebbel's* dagegen Geigenform, also Schilddrüsenwirkung. Der Unterschied zu meinen Versuchen B und C beruht nun zunächst schon darin, daß die zur Einwirkung gelangenden Substanzen verschieden waren. Ferner aber dauert die Extraktbehandlung bei *Groebbel's* ständig fort, auch über das Embryonalstadium hinaus; wenigstens macht *Groebbel's* zu Beginn die Angabe, daß Wasser und Schilddrüsenextrakt jeden zweiten Tag erneuert wurden. Der Extrakt wirkt also nicht nur auf die Embryonen ein, bei denen seine *unspezifischen* Beimengungen eine Entwicklungshemmung verursachen, sondern auch auf die allmählich zu Larven entwickelten Tiere, die von einem durch die Entwicklung der äußeren Kiemen gekennzeichneten Entwicklungsstadium ab auf die Schilddrüsensubstanz natürlich in typischer Weise reagieren. Bei den differenten Ergebnissen, die *Groebbel's* mit »normalem« und mit »vitaminarmem« Schilddrüsenextrakt erzielt, dürfte übrigens nicht die Vitaminarmut des letzteren das Wesentliche sein, sondern seine von ersterem differente Art der Herstellung.

Der Unterschied in der Wirkung des Jodothyryns und der Schilddrüsentabletten bei Einwirkung auf frühe Embryonalstadien beruht darauf, daß sich die wirksame Substanz im ersten Fall in einer dialysierenden Lösung befindet, im zweiten dagegen in einer nicht dialysierenden hochmolekularen Eiweißlösung, die die Oberflächenhaut des Embryos nicht zu durchdringen vermag.

In Erweiterung der auf S. 591, 599 und 608 zusammengefaßten Versuchsergebnisse lassen sich nach diesen Ausführungen noch folgende Sätze aufstellen.

1. *Je jünger das Entwicklungsstadium ist, auf das die Einwirkung von Jodothyryn erfolgt, desto schwächer ist die dadurch hervorgerufene Reaktion. Die Empfindlichkeit des Froschembryos wie auch der Froschlarve gegen Jodothyryn steigt mit fortschreitender Entwicklung.*

2. *Eine der ersten morphologisch erkennbaren Wirkungen der Schilddrüsenfütterung besteht darin, daß in ganz bestimmten Bezirken der Froschlarve eine Steigerung der Kernteilungen hervorgerufen wird. Diese Organbezirke entsprechen späteren definitiven Organen der postlarvalen Lebensperiode.*

3. *Die spezifische Wirkung der Schilddrüse auf Froschlarven läßt sich in eine organabbauende und eine organaufbauende Reizwirkung zerlegen; bei starker Fütterung, insbesondere mit sehr jodreichen Präparaten, tritt erstere stärker hervor als letztere und umgekehrt.*

4. Der frühzeitige »Durchbruch« der Vorderbeine infolge Schilddrüsenfütterung ist eine Folge der Resorption der Operkularmembran.

5. Die Oberfläche des Froschembryos wirkt als semipermeable Membran. Die Embryonen sind nicht imstande, hochkolloidale Eiweißlösungen aufzunehmen, während dialysierende Substanzen ihre Körperoberfläche durchdringen.

Literaturverzeichnis.

- Allen, B. M.: The parathyroid glands of thyroidless bufolarvae. Journ. of exp. zool. Bd. 30, 1920. — Biedl, A.: Innere Sekretion. 4. Aufl. Bd. I u. 4, 1922. — Champy, Chr.: L'action de l'extrait thyroïdien. Archiv. de Morphol. génér. et expér. Bd. I, 1922. — Groebhels, Fr.: Unzureich. Ernährung u. Hormonwirkung. I. Zeitschr. f. Biol. Bd. 75, 1922. — Gudernatsch, F.: Feedings Experiments on Tadpoles. I. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 35, 1912. — Ders.: Desgl. II. Americ. journ. of anat. Vol. 15, 1914. — Hammar, J. A.: Methode, die Menge der Rinde u. des Marks der Thymus, sowie die Anzahl u. die Größe der Hassalschen Körper zahlenmäßig festzustellen. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre Bd. 1, 1914. — Hoskins, E. R. and Hoskins, M. M.: The interrelation of the thyroid and hypophysis in the growth and development of frog larvae. Endocrinology Bd. 4, 1920. — Jarisch, A.: Über die Wirkung der Schilddrüse auf Kaulquappen. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 179, 1920. — Lim, R. K. S.: The histology of tadpoles fed with thyroid. Quart. journ. of the roy. soc. of London Vol. 12, 1920 (zitiert nach Biedl). — Romeis, B.: Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung innersekretorischer Organe. 2. Teil. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 40—41, 1914/15. — Ders.: Desgl. 3. Teil. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 14, 1915. — Ders.: Desgl. 4. Teil. Ibid. Bd. 5, 1916. — Ders.: Desgl. 5. Teil. Ibid. Bd. 6, 1918. — Ders.: Desgl. 6. Teil. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 173, 1921. — Ders.: Der Einfluß innersekretorischer Organe auf Wachstum und Entwicklung von Froeschlarven. Die Naturwissenschaften Bd. 8, 1920. — Ders.: Versuche zur Isolierung des Schilddrüsenhormones. I. Teil. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 50, 1922. — Ders.: Desgl. 2. Teil. Biochem. Zeitschr. Bd. 133, 1922. — Schultze, W.: Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 52, 1922.

Beiträge zum Studium des Centralnervensystems der Wirbeltiere.

8. Über das Zwischenhirn der Amphibien.

Von

Prof. Dr. Paul Röthig.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Berlin
[Vorst.: Geh. Med.-Rat Prof. Dr. Fick].)

Mit 31 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. November 1922.)

Vorbemerkung: Die Arbeit schließt sich als achter Beitrag zum Studium des Centralnervensystems der Wirbeltiere den bisher von mir veröffentlichten an. Die letzten waren im Jahre 1912, 1913 und 1914 erschienen. Auch die vorliegende Untersuchung war in ihrem sachlichen Inhalte schon 1914 fertig gestellt; ihre Veröffentlichung mußte, ebenso wie die einer Anzahl anderer hirnanatomischer Arbeiten, infolge des Krieges leider bisher unterbleiben. Meine damals erhobenen Befunde brauchte ich bei der jetzigen erneuten Durcharbeitung einer Revision nicht zu unterziehen; die inzwischen von amerikanischer Seite (*C. J. Herrick*) und dem holländischen Forscher *C. U. Ariens Kappers* erschienenen Untersuchungen, die für die vergleichende Hirnanatomie so besonders wertvoll sind, erhalten durch sie im Prinzip eine erfreuliche Bestätigung.

Bei der Sammlung meines vergleichend-anatomischen Materials und der Herstellung der Präparate wurde ich durch meine verstorbene liebe Frau *Margarete* hingebend unterstützt. Ihrer emsigen, genauen Arbeit verdanke ich es, daß ich in kurzer Zeit über eine große Anzahl tadelloser Serien verfügen konnte. Wenn die aus ihnen abgeleiteten Befunde die Wissenschaft von der vergleichenden Hirnanatomie gefördert haben, so hat auch die Verstorbene keinen geringen Anteil daran. Ihre exakte Arbeit verdient und rechtfertigt es, wenn ihre Tätigkeit in dieser ersten, nach ihrem Tode erscheinenden Untersuchung dankbar hervorgehoben wird, wenngleich sie selbst in ihrer bescheidenen Zurückhaltung allein in der gemeinsamen Arbeit Freude und Lohn genug fand.

Lebhaften, verbindlichsten Dank habe ich auch Herrn Geh. Rat Prof. Dr. *Fick* zu sagen, daß ich auch nach dem Tode meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geh. Ob.-Med.-Rat Prof. Dr. *v. Waldeyer-Hartz*, und trotz längerer Unterbrechung in meinen wissenschaftlichen

Arbeiten weiter über die mir überlassenen Arbeitsräume verfügen konnte. Ich hoffe, auch in Zukunft durch wissenschaftliche Beiträge diesem Danke sichtbaren Ausdruck verleihen zu können.

Material: Mein Material umfaßte Schnittserien, die sowohl durch den ganzen Schädel bzw. Oberkiefer mit Gehirn wie durch das auspräparierte Gehirn erfolgten. Zur Darstellung der Zellanordnungen wurden die Präparate mit Hämatoxylin, Eisenalaun-Hämatoxylin (*Heidenhain*), Kresylviolett, und mit Vitalscharlach VIII nach *Röthig* (1914b, 1915), sowie mit Methylenblau gefärbt. Als Gegenfärbung diente bei den Hämatoxylintingierungen Erythrosin. Außerdem lagen der Untersuchung zugrunde *Weigertsche* Markscheidenpräparate und Imprägnationen nach *Bielschowsky*. Die Schnitte erfolgten in sagittaler, horizontaler und hauptsächlich frontaler Richtung.

Fixiert wurde das Material in verschiedener Weise mit: Pikrin-Essigsäuresublimat, Pikrinsalpetersäure, Platinchlorid-Pikrinsäure-Formol-Ameisensäure, Alkohol, *Zenkerscher* Fl. mit und ohne Eisessig, Kaliumbichromat-Formol.

Es wurden untersucht:

| | | | |
|---------------------|--|----------------------------|-------------|
| A. Urodelen: | | <i>Siren lacerta</i> | 5 Exemplare |
| | | <i>Cryptobranchus jap.</i> | 2 " |
| | | <i>Diemyctylus virid.</i> | 2 " |
| | | <i>Hynobius</i> | 1 " |
| | | <i>Necturus macul.</i> | 5 " |
| | | <i>Spelerpes fusus</i> | 5 " |
| B. Anuren: | | <i>Rana</i> | 13 " |
| | | <i>Bufo vulg.</i> | 9 " |
| | | <i>Bombinator</i> | 1 " |

Ziel der Arbeit: Die vorliegende Untersuchung will eine Darstellung der im Zwischenhirn abgrenzbaren Bezirke und Zellanordnungen geben. Hierbei werden die Furchen an der Ventrikelfläche, auf die besonders *C. J. Herrick* die Aufmerksamkeit gelenkt hat, eingehende Berücksichtigung finden.

Telencephalon-Diencephalongrenze.

Das Zwischenhirn liegt zwischen Vorder- und Mittelhirn. Die Grenzführung gegen das Mesencephalon ist gegeben durch den Verlauf der Commissura posterior. So leicht und eindeutig diese hintere Grenze festzustellen ist, so schwierig ist die Abgrenzung des Diencephalons nach vorn. Dieser Frage hat *J. B. Johnston* (1909/1910/1911/1912) besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Nach ihm treffen sich die Neuralfalten am vorderen Ende der Neuralplatte in einer »End-Firste« (terminal ridge), in der sich später das Chiasma opt. entwickelt. Letzteres stellt also das ursprüngliche

Vorderende des Hirnbodens dar¹⁾). Hinter der Endfirste liegt auf frühen Entwicklungsstadien der offenen Neuralplatte eine Grube (primitive optic groove), durch welche die Augengruben (Augenblasen) anfänglich miteinander zusammenhängen. Diese primitive optische Grube wird später zum Recessus postopticus²⁾).

Die Verbindung der Augengruben (Augenblasen) mit der primitiven optischen Grube ist nur vorübergehend. Wenn sich in der lateralen Wand des Vorderhirns von der Endfirste nach latero-caudal eine Verdickung, die optische Firste (optic ridge), in der weiterhin der Tract. opt. entsteht, bildet, so werden hierdurch die Augenblasen von der primitiven optischen Grube abgetrennt. Ihr zum Teil hohler Opticusstiel bleibt nunmehr dauernd mit einer vor der Endfirste (bzw. Chiasmaleiste) befindlichen Grube verbunden. Diese Grube liegt zugleich am unteren Ende der Lamina terminalis. Sie wird »Endgrube« (terminal pit) genannt. Später bildet sie sich zum Recessus praeopticus um³⁾).

Die Verbindung der Augen mit dem Recessus praeopticus ist also erst sekundär entstanden; ursprünglich war die Augengegend mit dem Rec. postopticus (primitive optische Grube) verbunden. Diese, sowie die andere Beobachtung, nach der die Endfirste und damit das Chiasma den extremen vorderen Rand der Bodenplatte des Neuralrohres bildet, ist nach *J. B. Johnston* beweisend für seine Ansicht, daß die ventrale Telencephalon-Diencephalongrenze durch den hinteren Rand der Chiasmaleiste gelegt werden muß⁴⁾).

Durch Vereinigung der Neuroporuslippen von unten nach oben bildet sich eine Naht, die Lamina terminalis. An ihrem unteren Ende liegt die erwähnte Endgrube (terminal pit) (Rec. praeopt.), an ihrem oberen Ende der Rec. neuroporicus⁵⁾. Wenn *J. B. Johnston* (1909b, S. 480/481) sagt, daß zwischen diesen beiden Gruben die Hirnwand manchmal verdickt ist, und daß diese Verdickung dem vorderen Rande der Neuralplatte und dem unteren Rande des Neuroporus entspricht, und die Endfirste (terminal ridge) eines früheren Stadium mit offener Neuralplatte darstellt, so ist diese Bemerkung der sonst so klaren *Johnstonschen* Schilderung nicht ganz verständlich. Meines Erachtens hat sie *Burr* (1922, S. 278) zu der, wie ich glaube, irrtümlichen Auffassung geführt, daß die terminal ridge zwischen der Lamina term. vorn und der Chiasmaleiste hinten liegt. So wie ich die *J. B. Johnstonschen* Darlegungen verstehe, ist die Chiasmaleiste (Chiasma ridge) die frühere Endfirste (ter-

¹⁾ 1909a, S. 260/1; 1909b, S. 490, 481, 491, 504, 506, 509, 532; 1911a, S. 38.

²⁾ 1909a, 1909b, S. 479, 491, 495, 496, 503, 504/5, 532.

³⁾ 1909b, S. 480/1, 482, 494/5, 497, 504, 506, 532.

⁴⁾ 1909b, S. 509/10, 514, 532/3.

⁵⁾ 1909b, S. 479/80.

minal ridge), vor ihr befindet sich die Endgrube (terminal pit) (Rec. praeopt.); von ihr aus bildet sich von unten nach oben die Lamina term., die oben begrenzt wird durch den Rec. neurop. (Vgl. auch *Johnston* 1913, S. 381.)

Die Lamina term. stellt nach *J. B. Johnston* einen Abschnitt der *Hiss*schen Dachplatte und zwar ihres telencephalen Teiles dar. Der telencephale Teil der Dachplatte von *Hiss* erstreckt sich vom Rec. praeopt. bis zum Velum transversum; der Abschnitt zwischen Rec. neuroporicus und Chiasma ist die Lamina term., derjenige zwischen Rec. neurop. und Velum trans. die Lamina supraneuroporica. Letztere kann wieder in einen mehr massigen (eigentliche Lamina supraneurop.) und einen häutigen Teil (Tela chorioid.) zerlegt werden¹⁾.

Das Velum trans. bildet die dorsale Telencephalon-Diencephalengrenze. Es ist aber nach *J. B. Johnston* falsch, den freien Rand des Velums als dorsalen Endpunkt der Grenzlinie zu nehmen. Vielmehr folgt die richtige Grenzföhrung der Ansatzlinie der Velumpfeiler an der seitlichen Hirnwand und liegt vor dem Nuel. hab. und am rostralen Rande der Eminentia thalami und trifft ventral den hinteren Rand der Chiasmaleiste, wie bereits erwähnt²⁾.

Das vor der Chiasmaleiste liegende Telencephalon zerfällt durch die Ausstülpung der Lobi laterales (Hemisphären) in ein Telencephalon medium und ein Telencephalon laterale; letzteres enthält die Ventriculi laterales, ersteres den Ventriculus impar. Die vordere Begrenzung des Telencephalon medium bildet die Lamina terminalis und Lamina supraneuroporica, die hintere die erwähnte Telencephalon-Diencephalengrenze. Im Laufe der Phylogenese wird immer mehr vom Telencephalon medium in die laterale Ausstülpung der Hemisphären einbezogen. Schließlich stellt der Rec. praeopt. mit dem Nuel. praeopt. den Rest des nicht ausgestülpften Telencephalon medium dar^{3, 4)}.

Das vordere Ende des Sulcus limitans von *Hiss* verlegt *J. B. Johnston*⁵⁾, wie auch *Keibel*⁶⁾ u. a. in den Rec. praeopticus.

Die geschilderte Auffassung hat im allgemeinen Zustimmung, so z. B. von *C. J. Herrick*⁷⁾, gefunden; auch *G. L. Streeter* (1911) scheint der *J. B. Johnston*schen Grenzföhrung zuzuneigen. Die Ansicht von *Fanny Fuchs* (1908, S. 560), welche die Abgrenzung eines Telencephalon medium als praktisch nur für die Zeit vor der Hemisphärenbildung an-

¹⁾ 1910, S. 144 5; 1911b, S. 491, 493; 1912, S. 343; 1913, S. 374.

²⁾ 1909a, 1909b, S. 509/10, 1910, S. 143, 147; 1911a, S. 2, 54; 1911b, S. 490, 523 4, 542; 1912, S. 343 4, 347, 367.

³⁾ 1909b, S. 514; 1910, S. 144, 164, 1911a, S. 54, 5; 1912, S. 343, 367.

⁴⁾ 1909b, S. 533; 1911a, S. 38.

⁵⁾ Zitiert nach *C. U. Ariens Kappers* 1921, S. 958.

⁶⁾ 1910a, S. 649; 1910b, S. 414, 467, 474, 493 4; 1921, S. 431.

erkennt, führt *J. B. Johnston*¹⁾ auf das Fehlen genügend früher Entwicklungsstadien in der *Fuchsschen* Arbeit zurück.

Neuerdings sieht *Kappers* (1921, S. 787, 836, 925) die Vordergrenze des Diencephalon ventral im Rec. praeopt. und betrachtet (1918, S. 30), beim ausgewachsenen Frosch (*Rana catesbyana*) seine frontale Wand als untere Vordergrenze des Zwischenhirns, verläßt also in etwas die strenge *J. B. Johnstonsche* Lehre.

Auch die Ansicht des amerikanischen Forschers, daß man in der Chiasmaleiste das vordere Ende der *Hisschen* Bodenplatte zu erblicken hat, wird in den jüngsten Arbeiten auf diesem Gebiet nicht mehr als zu Recht bestehend anerkannt. Nach *B. F. Kingsbury* (1920), ist vielmehr als das vordere Ende der Bodenplatte seine »Fovea isthmi« zu betrachten, die er früher »Mesencephalongrube« (Mesencephalic pit) genannt hat, und die *His* als Isthmusgrube, *v. Kupffer* als Sulcus intraencephalicus post. bezeichneten. Eine Bodenplatte gibt es demnach wohl im Spinalteil des Neuralrohres und Rhombencephalon, sie fehlt aber dem Mesencephalon und Diencephalon; denn an der Fovea isthmi endet sie plötzlich²⁾.

Vor dem so bestimmten Vorderende der Bodenplatte gehen die Grund- und Flügelplatten von *His* über die Medianebene in zwei konzentrischen Ringen derart ineinander über, daß sich eine Grundplatte nur unmittelbar vor der Fovea isthmi in der Gegend des Nucl. III befindet; das Gebiet weiter kopfwärts ist Flügelplatte. Daher würden Telencephalon und Diencephalon ganz aus Flügelplattenmaterial entstanden zu denken sein³⁾.

Der Sulcus limitans von *His* endet nicht im Rec. praeopt., sondern im primären Rec. infundibularis. Beide Sulci gehen bogenförmig ineinander über⁴⁾.

Diese Ansicht von *Kingsbury* über die Endigung der *Hisschen* Bodenplatte in der Fovea isthmi wird durch *Burr* (1922) bestätigt. Auch er ist der Meinung, daß vor derselben Grund- und Flügelplatten in der Medianebene ineinander übergehen, ohne durch eine Bodenplatte getrennt zu werden. Dabei wird nach ihm die ventro-mediane Partie zwischen Fovea isthmi und Rec. praeopt. durch die rostrale Fortsetzung der Grundplatte, die ventro-mediane Partie vom Rec. praeopt. zur Lamina term. von einer solchen der Flügelplatte eingenommen. Der Hypothalamus bildet sich ganz aus Basalplattenmaterial⁵⁾.

Die Lamina term. läßt *Burr* nicht im Rec. praeopt. enden. Sie trifft ventral die »terminal ridge« in der *Burrschen* Auffassung, die selbst bis zum Rec. praeopt. und der Chiasmaleiste reicht⁶⁾.

¹⁾ 1909b, S. 515.

²⁾ S. 116/117.

³⁾ S. 126 und 129.

⁴⁾ S. 128.

⁵⁾ S. 281, 290.

⁶⁾ S. 279/280, Abb. 6.

Die Sulci limitantes von *His* enden nach dem gleichen Untersucher im Rec. praeopt.¹⁾ Hierin befindet er sich also im Gegensatz zu *Kingsbury*, der, wie erwähnt, das Ende des Sulcus limitans nicht in diesen Recessus verlegt. Die gegenteilige Behauptung von *Burr* beruht demgemäß auf einem Irrtum.

So sind die Meinungen über die Verhältnisse am Vorderende des Hirnrohres noch immer im Flusse. Auch die Frage der Telencephalon-Diencephalongrenze bedarf meines Erachtens neuer eingehender Untersuchung und Stellungnahme. Denn die Ansicht, daß das Chiasma das Vorderende der Bodenplatte darstellt, ist verlassen worden; die an sich sehr bedeutsame Beobachtung *J. B. Johnstons* von der erst sekundären Verbindung der Augenblasen mit dem Rec. praeopt., die bei einem so erfahrenen Forscher gewiß sehr ins Gewicht fällt, ist, soviel ich weiß, bisher nicht nachuntersucht worden. Sie hat aber auch meines Wissens keinen Widerspruch gefunden. Fraglich aber kann es hierbei erscheinen, ob man bei einer Frage, wie der Telencephalon-Diencephalongrenze der an sich berechtigten *Hisschen* Forderung entsprechend, auf ganz frühe Entwicklungsstadien zurückgehen muß, ob nicht vielmehr gerade auf den Umstand, daß die Augenblasen dauernd mit dem Rec. praeopt. verbunden bleiben, besonderes Gewicht zu legen ist.

Telencephalon und Diencephalon bilden sich nach *Kingsbury* beide aus einem und demselben Materiale, dem der Flügelplatte. Unter all diesen Umständen kann für die Frage der Grenzföhrung zwischen beiden eine Furche erhöhte Bedeutung gewinnen, die vom Rec. praeopt. in der Richtung zum Velum trans. zieht, der Sulcus intraencephalicus anterior von *v. Kupffer*, den *Burr* Sule. interencephalicus ant. nennt. Er entspricht auf den Modellen des amerikanischen Forschers innen der *Burr*-schen Telencephalon-Diencephalongrube außen und liegt dorsal unmittelbar vor dem Velum trans., ventral vor der Chiasmaleiste, und folgt dem vorderen Rande der Eminentia thalami. In seinem dorsalen Abschnitte (Sulcus angularis von *Burr*) bildet sich der Anfang der Hemisphärenausstülpung. Wenn man ohne Kenntnis der *J. B. Johnstonschen* Lehre die *Burr*-schen Modelle, sowie die Abbildungen von *v. Kupffer* (1905 6) S. 81 (Abb. 94), S. 135 (Abb. 154), S. 216 (Abb. 240), S. 222 (Abb. 246) betrachtet, so würde man mit *v. Kupffer* (S. 17, Abb. 13, Linie aa, S. 216, Abb. 240, Linie aa und S. 20) die Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon unschwer in den Sule. intraencephal. ant. verlegen. Dann käme man zu einer Grenzföhrung vom Velum trans. zur Vorderwand des Rec. praeopt., so wie es *Kappers* für *Rana catesbyana* tut, eine Ansicht, die sich mir schon bei meiner ersten Untersuchung im Jahre 1914 als möglich aufgedrängt hat. Auch der »Margo thalamicus« von *Strecker* (1911²⁾) könnte für eine solche Grenzföhrung sprechen.

¹⁾ S. 281.

²⁾ S. 34 5, Abb. 26, S. 36, Abb. 28.

Auch ein Blick auf die Rekonstruktion des Zwischenhirns bei *Necturus*, die C. J. Herrick (1917, S. 346, Abb. 63) gibt, kann zu der gleichen Auffassung führen, wenn man eben nicht die *Johnstonsche* Lehre als zwingend anzunehmen geneigt ist. Herrick, der übrigens mit Recht (S. 225) angibt, daß beim ausgewachsenen Hirn die Diencephalon-Telencephalongrenze nicht leicht zu bestimmen ist, bildet dort am Vorderende sowohl des Rec. praeopt. wie der Eminentia thalami deutliche Furchen ab. Daß der Rec. praeopt. als eine wichtige Grenzmarke zu betrachten ist, geht auch aus der Auffassung von Burr hervor.

Bei all diesen Erwägungen darf man ferner nicht vergessen, daß, wie Zichen (1905/6, S. 279) hervorhebt, die Trennung des primitiven Vorderhirnbläschens in Endhirn und Zwischenhirn überhaupt mehr oder weniger als konventionell zu betrachten ist.

Meine Darlegungen sind gewiß theoretische, und müssen so lange solche bleiben, bis erneute Untersuchungen an zahlreichen Entwicklungsstadien und Modellen möglichst vieler Tiere Klarheit in die geschilderten Verhältnisse gebracht haben. Ich will auch besonders hervorheben, daß ich mich auf meine Auffassung durchaus nicht festlege. Was ich wollte, war zu zeigen, daß erneute Untersuchungen darüber, ob und welche Bedeutung dem Sulcus intraencephalicus ant. und einer Telencephalon-Diencephalongrenzföhrung vom Velum trans. zur Vorderwand des Rec. praeopt. beizumessen ist, notwendig und erwünscht sind. Mir selber ist es bei den gegenwärtigen, unsagbar traurigen Verhältnissen in Deutschland leider nicht möglich, derartige kostspielige Untersuchungen vorzunehmen. Vielleicht aber, daß andere die Anregung hierfür gewinnen.

Furchen an der Außenfläche des Diencephalon.

An der Außenfläche des Diencephalon kann man folgende, bald tiefe, bald seichte Furchen bemerken: Zwischen dem Polus post. des Lobus hemisphaericus und dem von ihm überlagerten Gebiete des Diencephalon befindet sich der tiefe Sulcus diencephalo-hemisphaericus; diese Diencephalon vom Telencephalon scheidende Furche hängt (J. B. Johnston, 1909b, S. 510) in ihrer Tiefe und Prägnanz in der Phylogenese von der Ausdehnung der Hemisphärenevagination ab. Sie kann nach dem gleichen Forscher (1912, S. 351) aber zur Grenzbestimmung zwischen Diencephalon und Telencephalon nicht verwandt werden, stellt vielmehr die Grenze zwischen Hemisphäre und Telencephalon medium dar und liegt an der Vereinigung von letzterem mit dem Diencephalon. Nur wenn mehr und mehr vom Telencephalon medium in die Hemisphären evaginiert wird, nähert sie sich einer Di-Telencephalonfissur. Johnston nennt sie daher »Hirnstamm-Hemisphärenfissur«. Auch hier spielt also die Grenzführung zwischen Diencephalon und Telencephalon ausschlaggebend hinein.

Burr (1922, Abb. 13—17) erwähnt außen eine »Di-Telencephalic groove«, die bei der Hemisphärenevagination auftritt und mit ihrem Fortschreiten tiefer wird. Sie entspricht, nach den Burrschen Darlegungen zu urteilen, wie erwähnt, dem Sulcus interencephalicus ant. innen.

Zwischen Thalamus und Hypothalamus liegt gleichfalls ein tiefer Sulcus, der Sulcus thalamo-hypothalamicus, der sich nach hinten in den Sulcus mesencephalo-infundibularis fortsetzt.

Im hinteren dorsalen Gebiet des Diencephalon wird bei *Necturus* (C. J. Herrick 1917, S. 221) die Grenze zwischen Mesencephalon und Diencephalon äußerlich markiert durch eine seichte, von dorsal nach ventral verlaufende Querfurche; sie habe ich bei meinem Material ebenfalls bemerken können bei *Diemyctylus vir.* und *Cryptobranchus*, vermüßte sie dagegen an dem von *Rana viridis* hergestellten Hirnmodell. Bei *Cryptobranchus* liegt sie in einer ideellen Querebene, die durch das Übergangsgebiet der Commissura tecti diencephali und Commissura post. verläuft. Parallel zu dieser Furche bemerke ich bei den Modellen von *Cryptobranchus*, *Diemyctylus* und *Rana* im vorderen dorsalen Gebiete des Diencephalon eine zweite kurze und seichte Querfurche; sie liegt in einer durch das hintere Ende des Polus post. der Hemisphären gezogenen Querebene.

Furchen an der Ventrikelfläche und Bezirke des Diencephalon.

Siren lacertina. An der Ventrikelfläche wird der Epithalamus durch den Sulcus dorsalis, der Hypothalamus durch den Sulcus ventralis vom eigentlichen Thalamus geschieden. Die beiden Abschnitte des letzteren, die Pars dorsalis und die Pars ventralis, sind durch den Sulcus medialis, der eine vordere und hintere Abteilung aufweist, voneinander getrennt (Abb. 1).

Im frontalen Teile der Pars ventralis thalami liegt eine Hervorwölbung, die C. J. Herrick'sche Eminentia thalami, die eine kurze Vertiefung, den Sulcus eminentiae thalami, trägt.

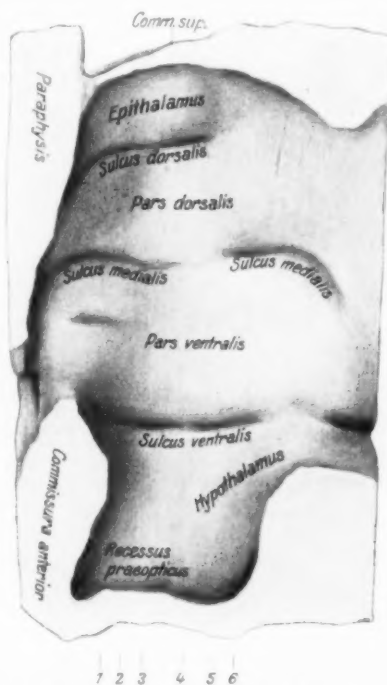


Abb. 1. Modell der Ventrikelfläche des Zwischenhirns von *Siren lacertina*.

Wie der Sulcus medialis, ist auch der Sulcus ventralis unterbrochen.
Der Sulcus dorsalis hat einen nur kurzen Verlauf.

Die Frontalschnitte der Abb. 2—7, die den Führungslinien 1—6 der Abb. 1 entsprechen, zeigen zunächst die Durchschnitte der erwähnten

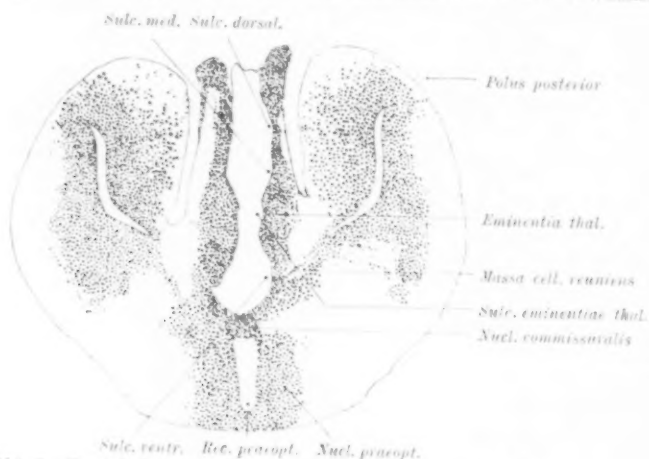


Abb. 2. Frontalschnitt durch das Zwischenhirn von *Siren lacertina*.

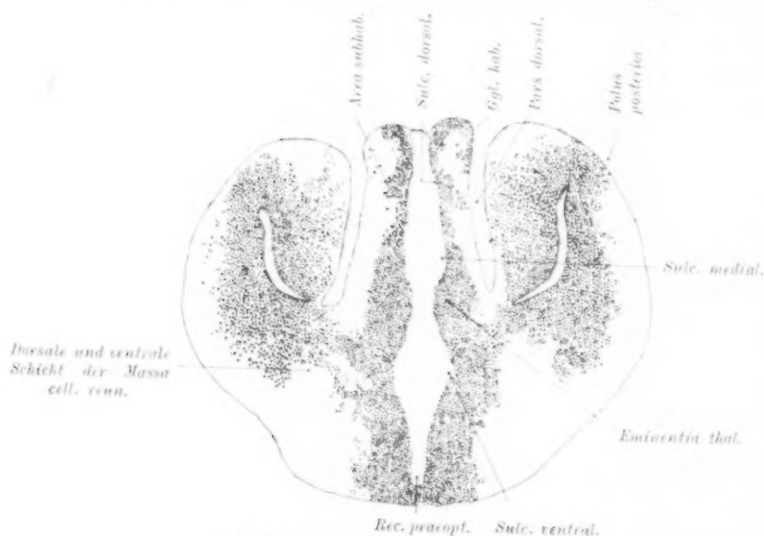


Abb. 3. *Siren lacertina*, Zwischenhirn.

Sulci und geben sodann einen Aufschluß über die cellulären Abgrenzungen. Epithalamus und Pars dorsalis thalami stellen ganz frontal eine einheitliche Zellansammlung von mehreren Zellschichten dar, wobei auf der linken Seite der Abb. 2 ein Sulcus dorsalis noch nicht an-

gedeutet ist. Ventral folgt auf die Pars dorsalis erst die aus dicht gelagerten Zellen bestehende Eminentia thalami mit ihrem Sulcus und dann unter dem caudalen Ausläufer der Comm. ant., der als ein Nucl.

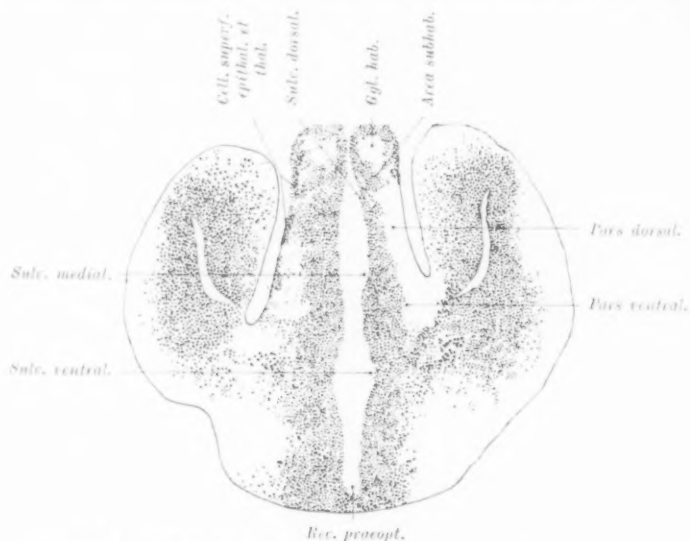


Abb. 4. Frontalschnitt durch das Zwischenhirn von *Siren lacertina*.



Abb. 5. Frontalschnitt durch das Zwischenhirn von *Siren lacertina*.

commissuralis eine Zellbrücke darstellt, der den Rec. praeopt. umgebende Nucl. praeopt. Eine Scheidung dieses letzteren in einen vorderen und hinteren Bezirk konnte ich nicht nachweisen.

In der Umgebung des Sulcus ventralis hängen die Zellen des Thalamus mit denjenigen im Polus post. des Telencephalon zusammen, so daß eine Zellbrücke, *Massa cellularis reuniens*, zustande kommt. Sie sondert sich wie die Abb. 3 auf der linken Seite deutlich zeigt, caudalwärts in zwei Zellschichten, eine dorsale, mehr kompakte und eine aus zwei Zellagen bestehende ventrale. Letztere umgibt das basale Vorderhirnbündel bogenförmig an seinem dorsalen Rande. Nach ihrem Verschwinden (beim caudalen Vorwärtsschreiten in der Serie) sitzt nur noch die dorsale Partie allein als Kappe dem Areal des basalen Vorderhirnbündel auf.

Ob und wie weit wir in dieser Gegend ein Primordium des Strio-Amygdalakomplex zu sehen haben (*C. J. Herrick, 1921a*) können nur Imprägnationspräparate, die mir fehlen, erweisen.

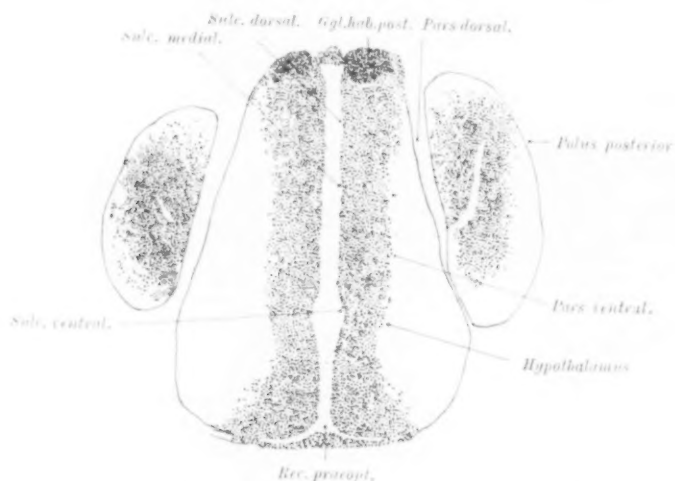


Abb. 6. Frontalschnitt durch das Zwischenhirn von *Siren lacertina*.

Im Epithalamus tritt (Abb. 3 und 4) caudal das Ggl. hab. auf, das durch eine zapfenförmige Zellansammlung von der Pars dorsalis thalami geschieden ist. Diese zwischen Ggl. hab. und Pars dorsalis thalami liegende Zellanhäufung betrachte ich als Andeutung einer Area subhab. Letztere ist bei anderen Urodelen und bei Anuren viel ausgeprägter entwickelt und kann dort einen an der Ventrikelfläche bestimmbareren besonderen Bezirk, die Pars subhabenularis (*C. J. Herrick*) darstellen.

Der celluläre Teil des Ggl. hab., der den faserigen in einem lateralwärts offenen Bogen umgibt, reicht bis an den lateralen Rand des Epithalamus und trifft sich dort mit Zellen aus der Pars dorsalis thalami. So kommen ganz oberflächlich gelegene *Cellulae superficiales epithalami et thalami* zustande (Abb. 4).

Einen Größenunterschied zwischen beiden Ggl. hab. habe ich nicht feststellen können.

Am hinteren Ende der Ggl. hab. liegt die Comm. sup. Ihre ventrikuläre Zellauskleidung besteht aus dicht gedrängten hohen Zellen (Abb. 5). Hier erweitert sich der Ventrikel zu einer kleinen Ausbuchtung, welche den Eingang in den sich nach rückwärts erstreckenden Epiphysenschlauch darstellt.

In den hinteren Partien des Epithalamus, vor dem Verstreichen des Sulcus dorsalis, kann man (Abb. 6) im Epithalamus zwei Zellareale unterscheiden, ein mehr ventrales, dem Sulcus dorsalis zunächst gelegenes, in welchem die Zellen mehr isoliert liegen, und ein dorsal davon befindliches, in dem die Zellen zu einem dichten runden Körper an-

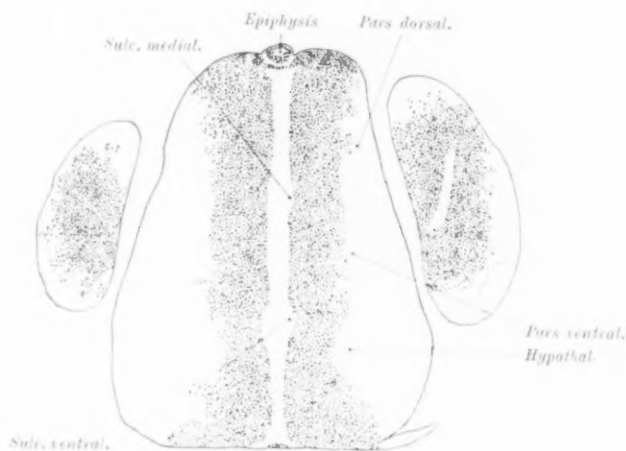


Abb. 7. Frontalschnitt durch das Zwischenhirn von *Siren lacertina*.

geordnet sind. Seine Deutung ist schwierig; vielleicht kann man die Annahme machen, daß in ihm die Andeutung eines Ggl. hab. post. zu erblicken sei. Eine ähnliche Zellanordnung, über die das gleiche gilt, finde ich auch bei *Hynobius*, *Diemyctylus viridescens* und *Cryptobranchus jap.*

Der ventrale Zellbezirk des Epithalamus geht um den Sulcus dorsalis herum untrennbar über in die Pars dorsalis thalami. Wir können daher, wenn der Sulcus dorsalis verstrichen ist, die Grenze zwischen Epithalamus und Thalamus nicht mehr bestimmen (Abb. 7).

Der Sulcus medialis zerlegt den Thalamus in die Pars dorsalis und ventralis; beide zeigen, ebenso wie der Hypothalamus, keinen weiteren Zerfall in Zellterritorien, nur, daß ganz frontal (Abb. 2 und 3) in der Pars ventralis die Eminentia thalami einen Zellbezirk bildet.

Da der Sulcus medialis caudalwärts eine mehr ventrale Richtung einschlägt, wird die Pars dorsalis thalami caudalwärts höher, die Pars ventralis niedriger.

Cryptobranchus japonicus. Auf dem Modell der Abb. 8 sieht man deutlicher als es bei *Siren lac.* der Fall war, auch äußerlich die Pars subhab. abgegrenzt; sie wird hinten durch eine Gabelung des Sulcus dors. umfaßt. Sulcus dorsalis, medialis und ventralis thalami scheiden wieder den Epithalamus, die Pars dorsalis und ventralis thalami voneinander ab. Die Eminentia thalami ist deutlich entwickelt; sie und

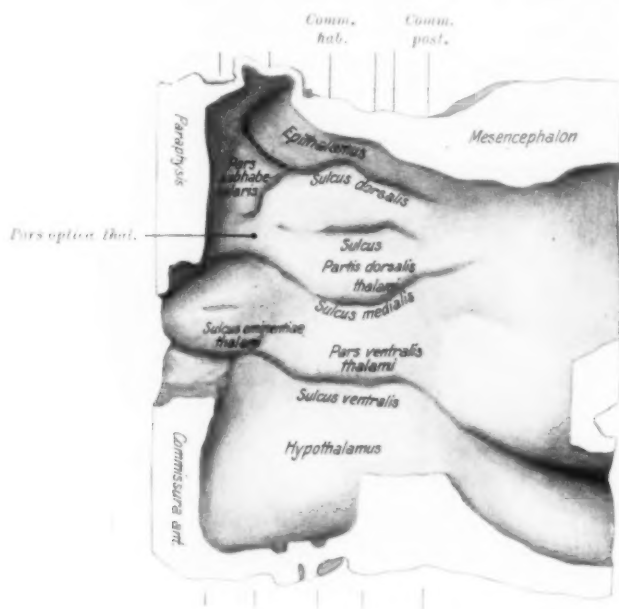


Abb. 8. *Cryptobranchus japonicus*. Wand des Zwischenhirns. Plattenmodell.

die Pars dorsalis thalami tragen jede eine besondere kurze Furche, den Sulcus eminentiae thal. und Sulcus part. dors. thal.

Das von J. B. Johnston bei *Cryptobranchus* als Primordium hipp. (1912, Abb. 36) angesehene Gebilde halte ich für einen Teil der Eminentia thal. und rechne es daher mit C. J. Herrick (1910, S. 476) zum Zwischenhirn.

Bei *Diemyctylus vir.*, von dem das in Abb. 9 wiedergegebene Modell stammt, verläuft die Pars ventralis schräg von caudo-ventral nach fronto-dorsal und geht dort über in eine das Foramen interventr. von dorsal her begrenzende Eminentia thalami. Da der Sulcus medialis nur kurz ist, so zerfällt die Pars ventralis in eine Pars ventralis post. und

eine Pars ventralis ant. Erstere liegt zwischen dem Hypothalamus und der Pars dorsalis thalami, die letztere zwischen Hypothalamus und Pars subhabenularis. Der untere Schenkel des Sulcus dorsalis ist selbständig geworden und stellt einen eigenen Sulcus subhab. dar.

Die Führungslinien der Abb. (9) 1—6 entsprechen den in den Abb. 10 bis 15 skizzierten Frontalschnitten, aus denen die weiteren Einzelheiten zu entnehmen sind.

Auch *Hynobius* besitzt einen Sule. ventralis, medialis und dorsalis thalami; letztere zerfallen in zwei fronto-caudalwärts aufeinander folgende Abschnitte. Der Hypothalamus wird vom Thalamus geschieden durch den Sulcus ventralis, der Epithalamus durch den Sulcus dorsalis. Der Thalamus selbst zerfällt wieder durch den Sulcus medialis in eine Pars dorsalis und ventralis. Eine Eminentia thalami ist vorhanden, ebenso die zwischen Nucl. praeopt. und Polus post. befindliche Massa cell. reuniens und der Nucl. commissuralis (Abb. 16—19).

Necturus mac., *Spelerpes fuscus* zeigen ein dem bisher geschilderten prinzipiell gleiches Verhalten. Bei *Spelerpes* liegt (deutlich an Weigert-Präparaten) in der Pars dorsalis ein besonderes Areal (Area dorso-lateralis thalami). Eine Pars subhab. ließ sich bei *Necturus*, nicht aber bei dem mir vorliegenden Exemplar von *Spelerpes fuscus* abscheiden.

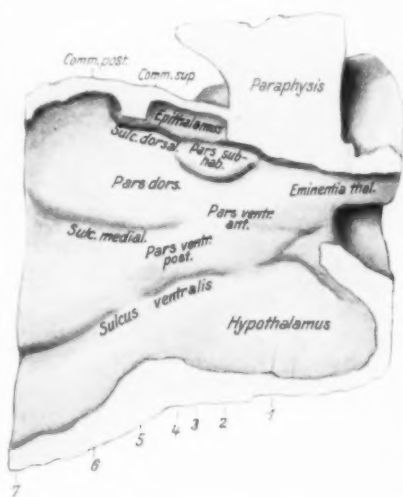
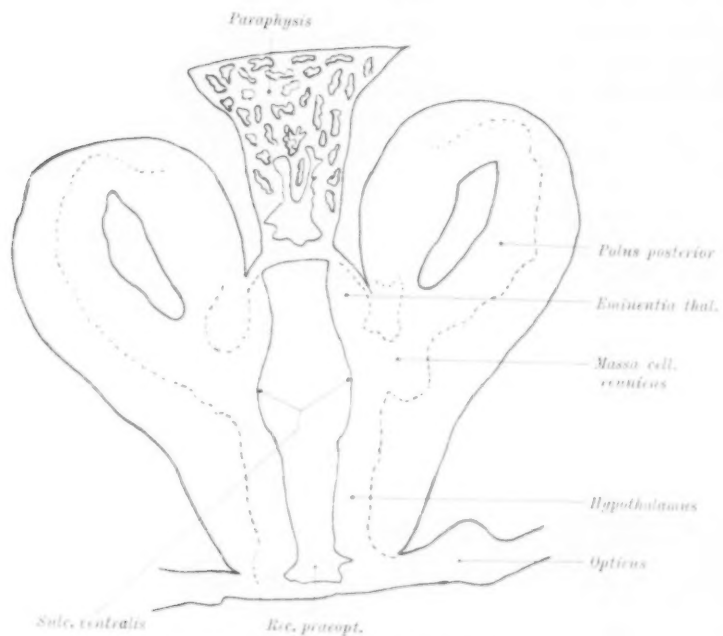
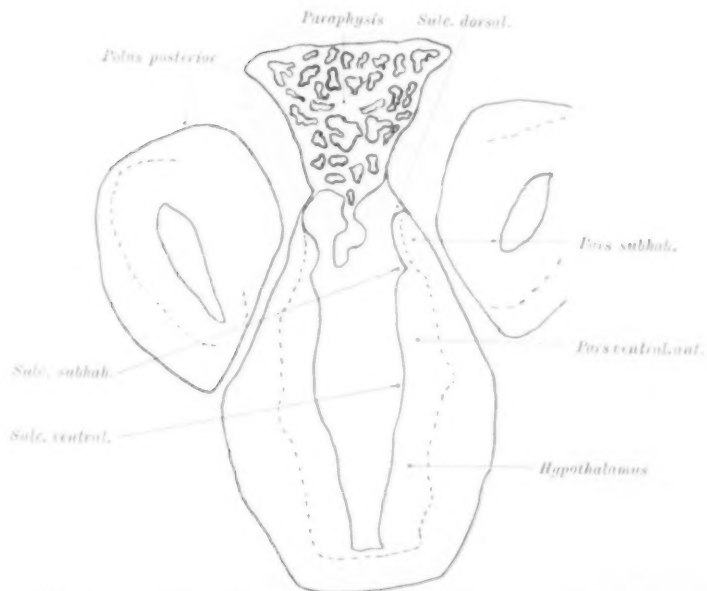


Abb. 9. *Dicmyctylus viridescens*. Zwischenhirn. Plattenmodell.

Zahl und Lage der Ggl. hab. Bei meinem Urodelenmateriale, dem ich noch *Axolotl* und *Triton taen.* anschließe, liegt jederseits ein ausgebildetes Ggl. hab. am frontalen Rande der Commissura sup. (hab.); Größenunterschiede zwischen beiden kamen nicht zur Beobachtung, auch kein Zerfall in Territorien, wie man es bei den Anuren bemerken kann.

C. J. Herrick (1917, S. 227, 229) findet bei den Amphibien die Ggl. hab. etwas gelappt; so erwähnt er auch bei seinem Materiale von *Necturus* zwei Lobi der Ggl. hab., die er beim selben Untersuchungsobjekt auch auf Abb. 5—6 der Arbeit von Mc Kibben (1911) wiederfindet.

Gegenüber den Anuren liegt ein bemerkenswerter Unterschied insofern vor, als sich bei diesen die Ggl. hab. am caudalen Ende der Commissura sup. befinden.

Abb. 10. *Dromoglytus virid.* Zwischenhirn.Abb. 11. *Dromoglytus virid.* Zwischenhirn. (Paraphysis schematisch gez.)

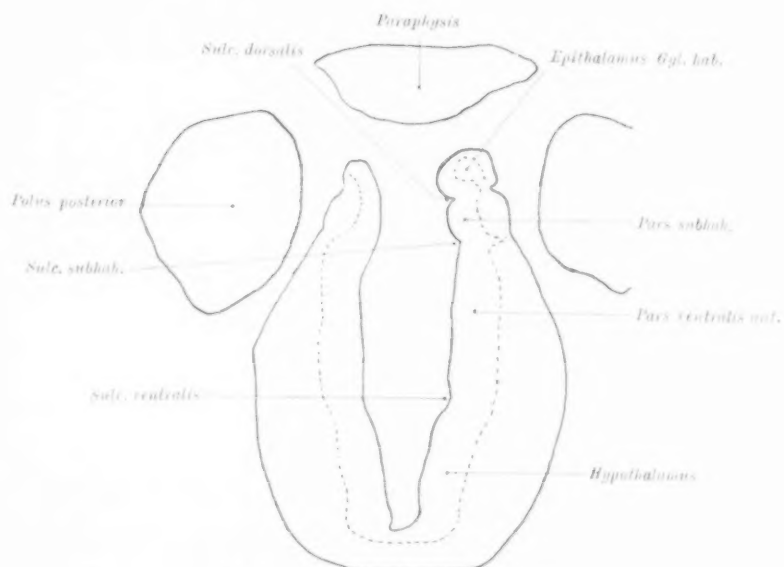


Abb. 12. *Dicranoglyphus virid.* Zwischenhirn.

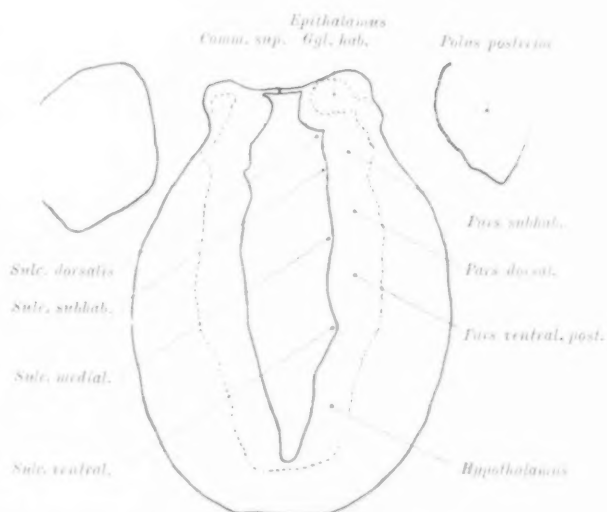
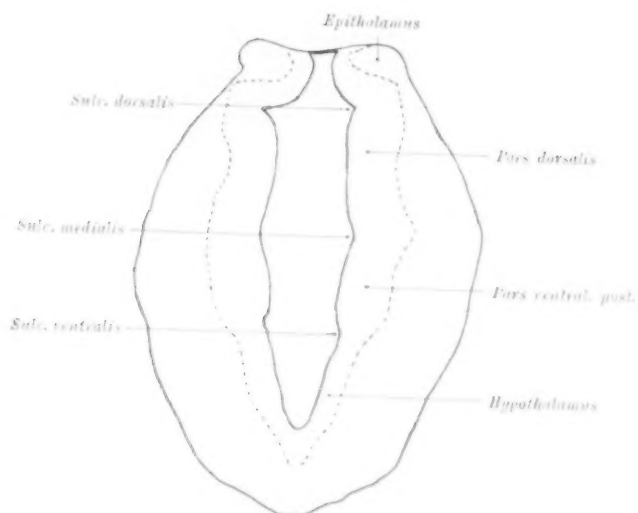
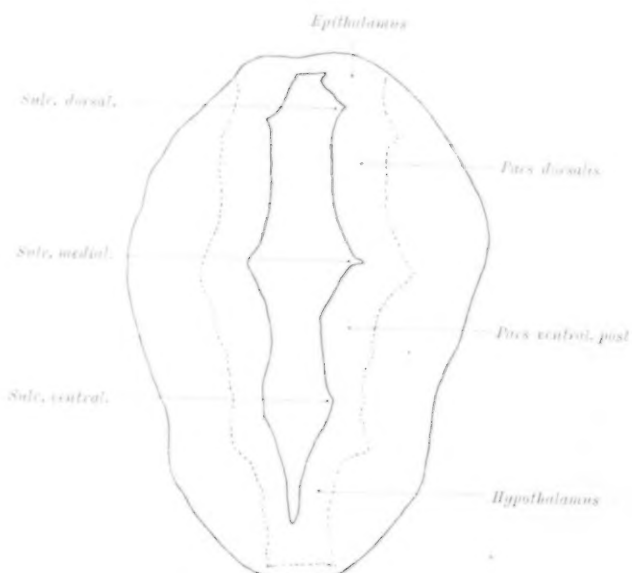


Abb. 13. *Dicranoglyphus virid.* Zwischenhirn.

Abb. 14. *Diemictylops virid.* Zwischenhirn.Abb. 15. *Diemictylops virid.* Zwischenhirn.

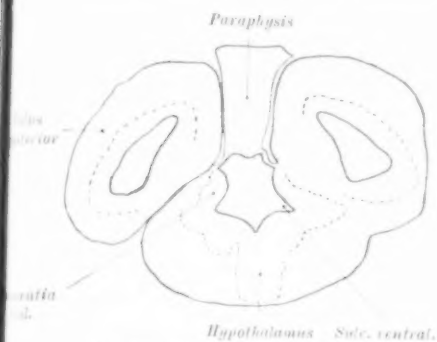


Abb. 16. *Hynobius*. Zwischenhirn.

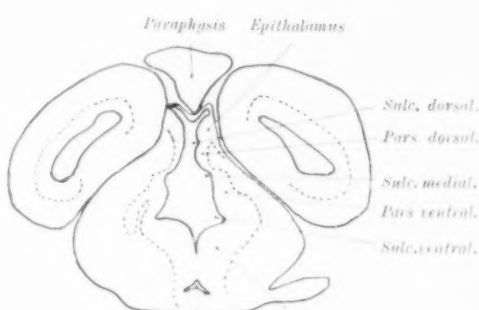


Abb. 17. *Hynobius*. Zwischenhirn.

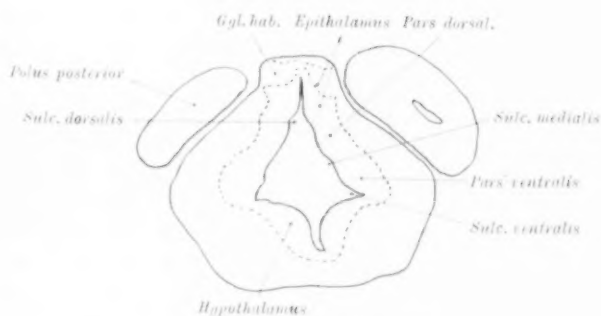


Abb. 18. *Hynobius*. Zwischenhirn.

Die *Eminentia thalami* gehört, wie meine Modelle deutlich erweisen, zur *Pars ventralis thalami*, von der sie (*C. J. Herrick*, 1917, S. 291) ein besonders differenzierter Teil ist. Sie liegt unmittelbar hinter und oberhalb des Foramen interventriculare und scheint (*C. J. Herrick*, 1917, S. 292) als Vermittlung zwischen dem Primordium hipp.

und den somatischen Teilen des Thalamus zu dienen. Mit dem amerikanischen Forscher rechne ich sie dem Diencephalon zu.

Die *frontale Spitze* der *Pars dorsalis* bezeichnet *C. J. Herrick* (1917, S. 230) als *Pars optica thalami*; sie berührt von oben und hinten her die *Eminentia thalami*. In ihr liegt der Nucl. der *Pars optica thalami*. In der *Pars optica thalami* besteht nach *C. J. Herrick* eine Synapsis zwischen

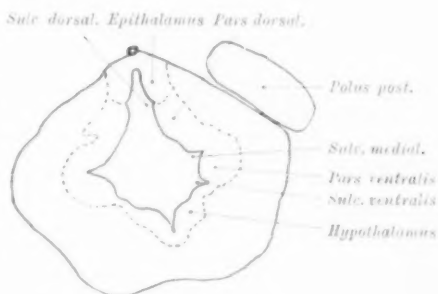


Abb. 19. *Hynobius*. Zwischenhirn.

den Fasern des Tract. opt. und Neuronen des Thalamus. An meinem Modell von *Cryptobranchus* markiert sich dieses Gebiet deutlich als eine kleine knopfförmige Hervorwölbung im vorderen Teile der Pars dorsalis thalami.

Rana und *Bufo*. Das Modell von *Rana viridis* (Abb. 20) zeigt an der Ventrikelfläche wieder die folgenden abgrenzbaren Bezirke: Den Epithalamus, durch den Sulcus dorsalis von der Pars dorsalis geschieden, die Pars ventralis mit der weit dorsal gelegenen Eminentia thalami und den Hypothalamus. Letzterer ist von der Pars ventralis wieder durch

den Sulcus ventralis geschieden, während die Pars dorsalis und ventralis der Sulcus medialis trennt.

Es sind also sehr einfache Verhältnisse, die wir hier vor uns haben; sie erinnern an *Siren lacertina*, in dem dorso-frontalen Ansteigen der Pars ventralis auch an *Diemyetylus viridescens*.

Äußerlich war eine Pars subhabenularis nicht abzugrenzen; wohl aber bemerkt man sie bei der mikroskopischen Untersuchung der Schnittserien sowohl bei *Bombinator* wie bei *Bufo* und *Rana*.

Die Weite des Ventrikels ist bei *Rana* verschieden, was für die mehr oder weniger deutliche Ausprägung der Furchen an der Ventrikelfläche von Bedeutung ist. Der Sulcus medialis ist besonders distinct; der Sulcus ventralis kann manchmal verstrichen sein; die Trennung der Pars ventralis vom Hypothalamus ist aber

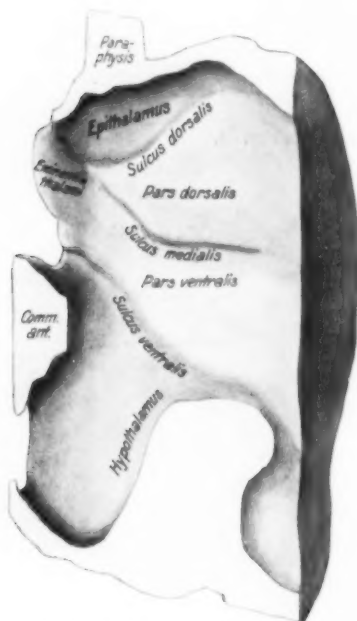


Abb. 20. Zwischenhirn von *Rana viridis*. Plattenmodell.

auch dann deutlich durch die Zellanordnungen in beiden Partien.

Im Epithalamus von *Bufo* zerfällt das Areal des Ggl. hab. in mehr oder weniger voneinander isolierte Unterabteilungen, so daß man stellenweise den Eindruck zweier Ggl. hab., eines dorso-medialen und ventro-lateralen, empfängt (Abb. 23 rechts). Die Ggl. liegen am caudalen Ende der Comm. sup. (Comm. hab.).

Auch bei *Bombinator* liegt ein mächtig entwickeltes Ggl. hab. jederseits am hinteren Gebiet der Comm. hab. (Abb. 27); hier aber bemerkt man in frontal davorgelegenen Ebenen im Epithalamus Gebilde, die wahrscheinlich ebenfalls als Ggl. hab. zu deuten sind (Abb. 25—26 bei »Epithalamus«), so daß *Bombinator* jederseits zwei Ggl. hab. besitzen

würde, die fronto-caudal aufeinanderfolgen, von denen aber die beiden hinteren die mächtigeren sind.

Rana hat nach meinem Untersuchungsmaterial am hinteren Gebiet der Comm. sup. (hab.) jederseits ein Ggl. hab., von denen das eine um-

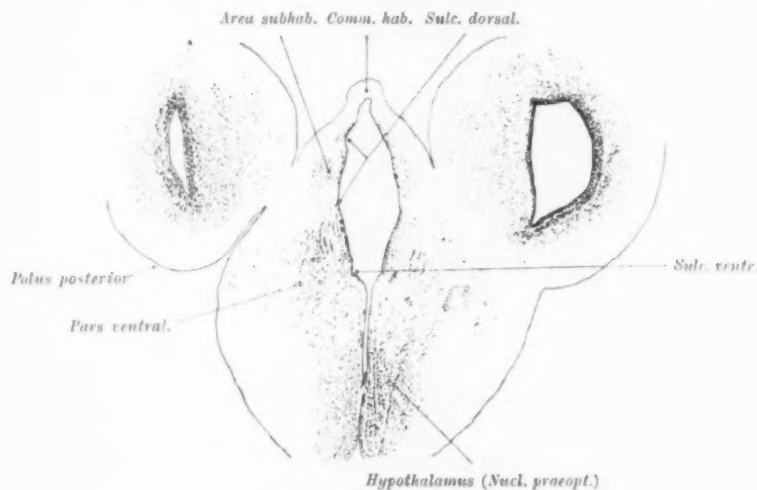


Abb. 21. *Bufo*. Zwischenhirn.

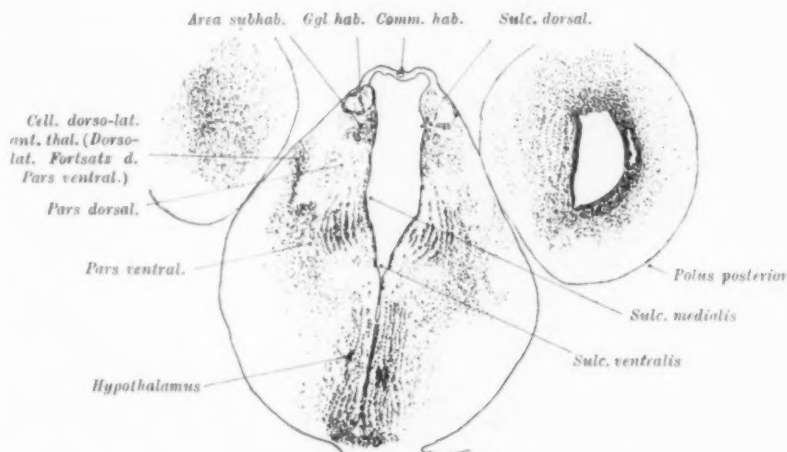


Abb. 22. *Bufo*. Zwischenhirn.

fangreicher ist und in zwei, manchmal auch drei Unterabteilungen zerfällt. Eine gesetzmäßige Beziehung auf eine bestimmte Körperhälfte ließ sich nicht erheben; bald lag das mächtigere, in Unterabteilungen zerfallende Ggl. hab. rechts, bald links.

Die *Area subhab.* (Abb. 21—23, *Bufo*) liegt vor und unter der Gegend des oder der Ggl. hab. und erstreckt sich weit von frontal nach caudal. Sie ist auch bei *Rana* stark ausgeprägt.

Die *Pars dorsalis* und *ventralis* (Abb. 21—24) lassen sich in eine *Area externa* und *interna* zerlegen; in ersterer liegen die Zellen zerstreut und

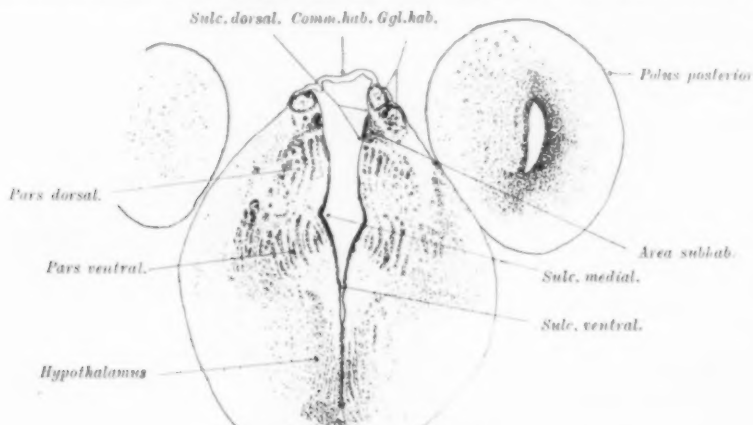


Abb. 23. *Bufo*. Zwischenhirn.

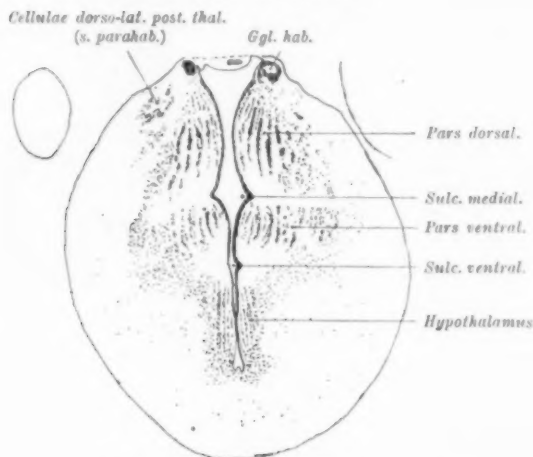


Abb. 24. *Bufo*. Zwischenhirn.

locker, in letzterer in distinkten Reihen angeordnet. Die *Pars ventralis* tritt vorn zuerst auf, und wird von frontal nach caudal niedriger, die *Pars dorsalis* umgekehrt von frontal nach caudal höher.

Zwischen *Pars ventralis* und Nucl. praeopt. und zwischen ihr und der *Area subhab.* befindet sich ein zellarmer Bezirk, in dem stellenweise deutlich polar differenzierte Zellen liegen.

Die Pars ventralis setzt sich nach vorn hin in die Eminentia thalami fort und geht in den Nucl. comm. hipp. über (vgl. auch *Paul Röthig*, 1912, S. 19/20 Anm. 4). Dieser ist auch bei *Bombinator* stark ausgeprägt.

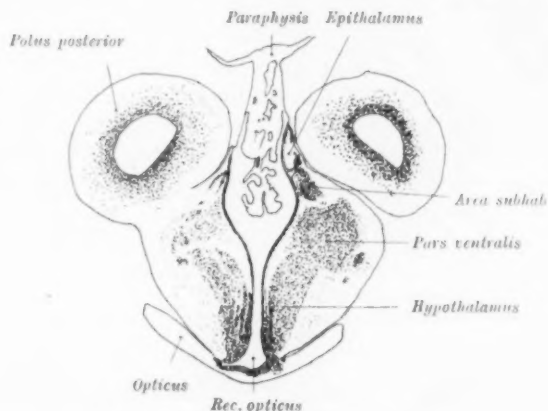


Abb. 25. *Bombinator*. Zwischenhirn.

Bei letzterem Untersuchungsobjekt zeigt die Pars ventralis in ihrem caudalen Abschnitt (Abb. 27) die Andeutung einer Anordnung der Zellen in Reihen, was bei *Bufo* und *Rana* so sehr viel distinkter und ausgedehnt ist. Lateral sondert sich von der Pars ventralis (Abb. 25 und 26) eine zirkumskripte Zellmasse ab, welche vielleicht in Beziehung zu setzen ist zu der cellulären Fortsetzung der Area externa der Pars ventralis bei *Bufo* (Abb. 22), die sich dort latero-dorsalwärts vorschiebt und schließlich an der dorso-lateralen Peripherie eine umschriebene Zellanhäufung bildet (Cellulae dorso-lat. ant. thalami).

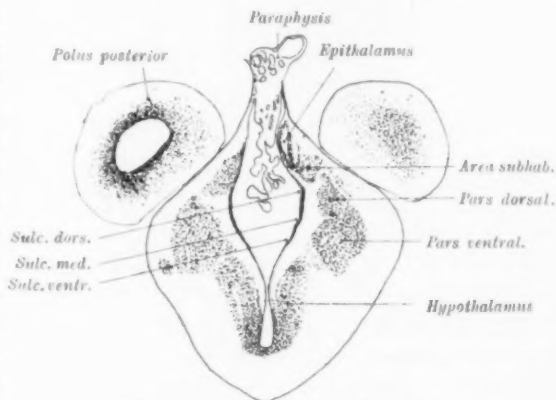


Abb. 26. *Bombinator*. Zwischenhirn.

Ventralwärts grenzen die Zellen der Pars ventralis, insonderheit ihrer Area externa an den dorsalen Umfang des lateralen Vorderhirnbündels.

Bei *Rana* (Abb. 28) liegt in dem Gebiete, das dem dorso-lateralen Fortsatze der Pars ventralis bei *Bufo* entspricht, ebenfalls eine die Fort-

setzung der Pars ventralis bildende langgestreckte Zellmasse an der dorso-lateralen Peripherie, die in zwei Abschnitte sich gliedert, von

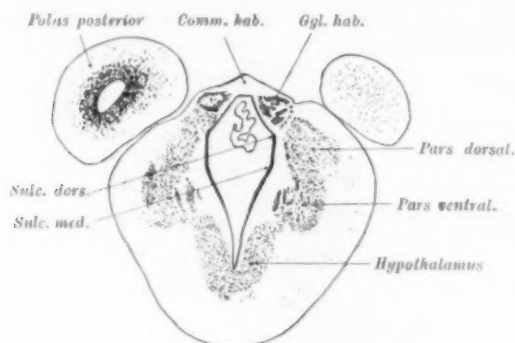


Abb. 27. *Bombinator*. Zwischenhirn.

ant. thal. von Kappers (1921, S. 845, Abb. 450) bei *Rana mugiens* entsprechen. Bewahrheitet sich dies und kann man die Cellulae dorso-lat.

denen der eine sich am dorsalen Umfange des lateralen Vorderhirnbündels befindet, der andere dorsal davon sich bis zur Peripherie erstreckt (Cellulae dorso-lat. ant. thal.).

Der dorsal gelegene Abschnitt der Cellulae dorso-lat. ant. thalami (*Rana*, Abb. 28) würde der Lage nach dem Nucl.

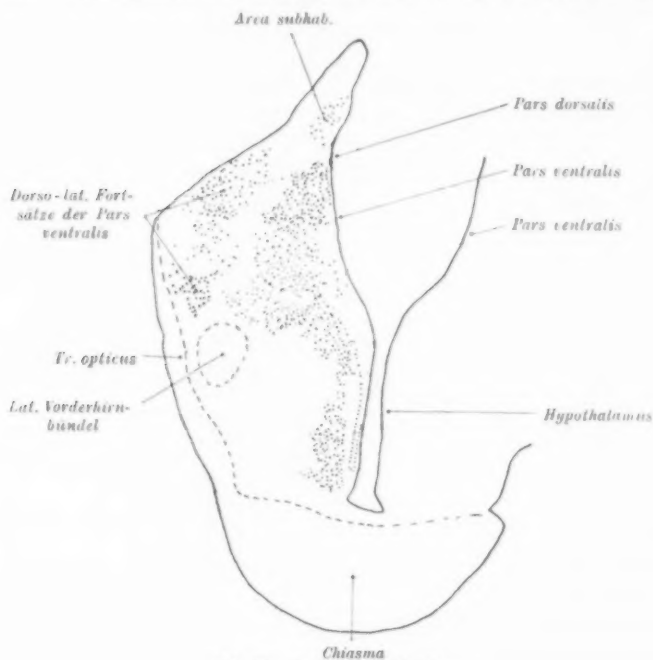


Abb. 28. *Rana*. Zwischenhirn.

ant. thal. von *Bufo* und *Rana* einander gleichsetzen, so würde sich daraus für den Nucl. ant. thal. eine dorsale Verschiebung ursprünglich in der Pars ventralis gelegener Zellen ergeben.

In mehr caudalen Ebenen schickt bei *Bufo* auch die Pars dorsalis thal. aus ihrer Area externa einen ähnlichen aus zerstreut liegenden Zellen bestehenden Fortsatz an die dorsale Peripherie, der dort neben dem Gebiete der Ggl. hab., also weiter dorsal gelegen, eine Zellanhäufung bildet, die Cellulae dorso-lat. post. seu parahabenulares thalami (Abb. 24). Sie habe ich bei *Rana* nicht feststellen können.

Ein Parasagittalschnitt von *Rana* (Abb. 29), der ungefähr in der Führungslinie der Abb. 30 verläuft, zeigt eine grobe Scheidung des Zwischenhirns in drei fronto-caudal aufeinanderfolgende Teile: eine Pars anterior, Pars media und Pars posterior. Diese Trennung tritt bei meinem gut fixierten Materiale nach Weigert-Färbung sowohl auf

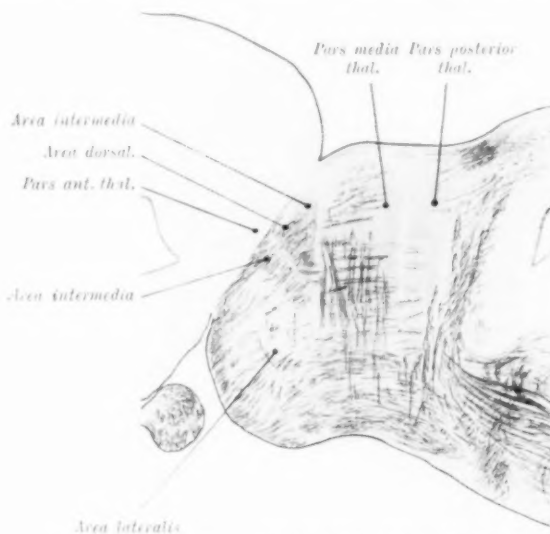


Abb. 29. *Rana*. Zwischenhirn. Längsschnitt.

Sagittal- wie auf Horizontalschnitten (Abb. 31) ganz distinkt hervor. Die Pars posterior wird an ihrem hinteren Rande durchzogen von den Fasern der Commissura post.; die Pars anterior läßt sich weiter zerlegen (Abb. 29) in eine mehr ventral befindliche Area lateralis, eine mehr dorsal liegende Area dorsalis und eine dazwischen angeordnete, die Area dorsalis schalenförmig umgebende Area intermedia. Diese drei Gebiete findet man auf dem Frontalschnitt (Abb. 30) deutlich wieder.

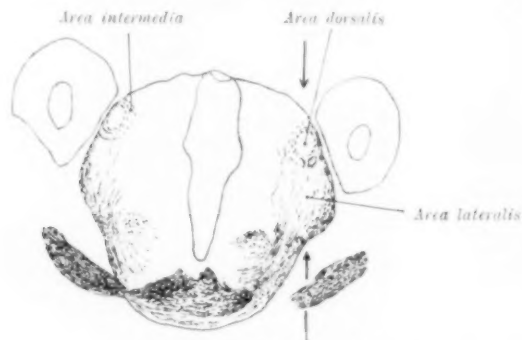
Bei *Bufo* sind die Verhältnisse ebenso.

Wir können also bei *Rana* und *Bufo* eine Dreiteilung nicht nur in dorso-ventraler Richtung (Epithalamus, Thalamus, Hypothalamus), sondern auch fronto-caudal feststellen — Pars ant., media, post. Letztere Teile gehören dem Thalamus in engerem Sinne an. Die Pars post.

stellt das Übergangsgebiet zum Mesencephalon dar; kann also auch als Metathalamus bezeichnet werden.

Die Area dorsalis und intermedia bezeichnet *Kappers* (1918, S. 32, Abb. 13 und 1921, S. 844, Abb. 449) zusammen als Nucl. diffusum thal. dorsalis, die Area lateralis stellt das Corpus gen. lat. der Autoren dar.

Mit der Area dorsalis und intermedia thalami (Nucl. diff. dors.) haben die vorher erwähnten Cellulae dorso-lat. ant. thalami nichts zu tun; sie liegen in dem Gebiet frontal vor dem Auftreten der beiden Areae. Wie weit dies auch für die Cellulae dorso-lat. post. (seu parahab.), die bei *Bufo* beobachtet wurden, zutrifft, läßt sich mit Sicherheit schwer entscheiden, da wohl meine *Weigert*-Präparate von *Bufo*, nicht aber das Kresylviolettpräparat, das über die Zellanordnungen Aufschluß gab, die beiden Areae deutlich genug zeigten. Nach der Lage der Cel-



Ungefähre Schnittebene der Abb. 29

Abb. 30. *Bufo viridis*. Zwischenhirn.

lulae dorso-lat. post. glaube ich aber auch für sie annehmen zu können, daß sie mit den beiden Areae nichts zu tun haben.

Hypothalamus (und Nucl. praeropticus). Vor der Chiasmaleiste liegt der Rec. praeropt.; er wird umgeben von dem Nucl. praeropt., der von der Pars ventralis thalami durch den Sulcus ventralis geschieden ist. In der Zellanordnung des Nucl. praeropt. lassen sich bei den Anuren, wie ich a. a. O. des näheren ausgeführt habe (*Paul Röthig*, 1911), zwei Areale voneinander unterscheiden, eine mehr frontal gelegene Pars parvocellularis und eine caudal gelegene Pars magnocellularis. Bei den Urodelen besteht der Nucl. praeropt. aus gleichartigen kleinen runden Zellen. *C. J. Herrick* (1917) sieht an seinem Materiale von *Necturus* an der Ventrikelfläche des Nucl. praeropt. eine kurze seichte Furche, durch welche derselbe in einen vorderen und hinteren Abschnitt zerlegt wird.

Diese an der Ventrikelfläche auftretende Zweiteilung des Nucl. praeropt. ist wohl variabel. Ich vermisste sie wenigstens bei meinem Materiale von *Necturus*, sowie bei *Cryptobranchus*, *Siren*, *Diemyctylus*,

Hynobius, *Spelerpes*. Bei einigen meiner Exemplare von *Rana* wird der Nucl. praeopt. ganz im *C. J. Herrickschen* Sinne durch eine von oben — frontal schräg nach hinten — unten verlaufende Furche, die in der Nähe des Chiasma am tiefsten ist, in einen vorderen und hinteren Bezirk geschieden. Sie tritt auf den Horizontalschnittserien der Objekte deutlich hervor. Sonst sehe ich bei meinem übrigen Materiale von *Rana* nur ganz vorübergehend eine leichte Einkerbung jederseits in den unteren Abschnitten der Wand des Rec. praeopt. auftreten und ebenso solche in ihren oberen Seitenteilen, halte es aber für fraglich, ob in diesen Fällen diese Einkerbungen ausreichen, an der Ventrikelfläche eine vordere und hintere Abteilung des Nucl. praeopt. abzutrennen.

Auch den hinter der Chiasmaleiste gelegenen Teil des Hypothalamus trennt *C. J. Herrick* (1917, S. 230/31) bei *Necturus* weiter in zwei Teile, eine Pars dorsalis und eine Pars ventralis, die beide durch eine Längsfurche voneinander geschieden werden. Die Pars dorsalis verbindet als ein massiger Grat den Hypothalamus nach vorn mit der Pars ventralis thalami, nach hinten mit dem Nucl. tuberc. post. Sie ist gegenüber der Pars ventralis hypothalami schmal. Nucl. praeopt. und postchiasmatischer Teil des Hypothalamus stehen über der Chiasmaleiste hinweg miteinander in inniger Verbindung.

Die Pars dorsalis hypothalami vergleicht *C. J. Herrick* mit dem *Gaupp'schen* Haubenwulst vom Frosch (S. 78, *Gaupp*, 1899), das rostrale Gebiet der Pars ventralis hypothalami mit der Pars subchiasmatica desselben Autors.

Die tiefeinschneidende Furche der Seitenwand des Hypothalamus, welche die Pars dorsalis und ventralis hypothalami voneinander trennt, setzt sich an der Seitenwand des Infundibulums weit nach hinten fort und verstreicht nur ganz allmählich. Nach vorn hin scheint sie (*Cryptobranchus*) mit dem Sulcus ventralis thalami zusammenzuhängen; bei *Diemyctylus* ist sie allerdings auf der einen Seite für eine ganz kurze Strecke von ihm getrennt, so wie es *C. J. Herrick* für *Necturus* abbildet

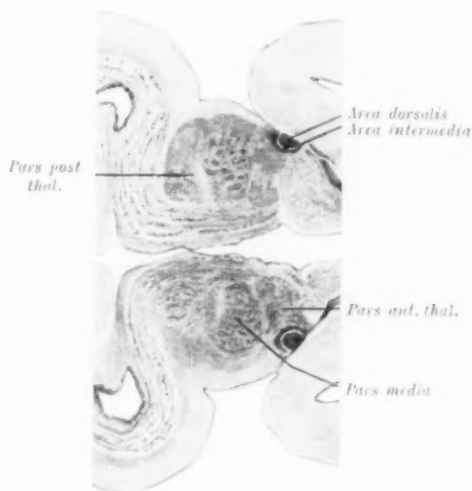


Abb. 31. *Rana fusca*. Zwischenhirn. Horizontalschnitt.

(Herrick, 1917, S. 346, Abb. 63—64), und wie auch ich es bei meinem *Necturus*-Materiale sehe; ebenso bleiben beide Furchen getrennt bei *Siren*. Auch bei *Hynobius* scheint nach den Befunden einer Frontalserie eine Trennung beider Sulci vorzuliegen, während sich eine solche bei *Spelerpes* nicht feststellen ließ. *Rana* zeigt meist eine deutliche Trennung beider Furchen, nicht immer aber ist sie zweifelsfrei nachzuweisen.

Die breite Pars ventralis hypothalami (infundibuli) springt jederseits wulstförmig stark in das Lumen des Ventrikels vor, eine schmale Spalte zwischen sich einschließend. Allmählich flacht sie sich caudalwärts ab und wird schließlich ebenso wie die Pars dorsalis häutig. Hierbei bildet sich bei *Cryptobranchus* auf eine kurze Strecke in der Übergangsstelle zwischen Pars dorsalis und ventralis infundibuli noch eine andere kleine, in den Ventrikel wulstförmig hineinragende Pars intermedia hypothalami (infundibuli). Sie vermisste ich bei *Siren*, *Hynobius*, *Spelerpes*, *Necturus*, bemerke sie aber an dem einen Exemplar von *Diemyctylus* in der Ausdehnung weniger Schnitte. Auch bei *Rana* tritt sie manchmal, aber nicht immer auf.

Was die Verhältnisse an der Ventrikelfläche des Nucl. praeopt. und Hypothalamus bzw. Infundibulum betrifft, so zeigt mein Material von *Bufo* und *Bombinator* folgendes: *Bufo* weist manchmal eine deutliche Trennung des Nucl. praeopt. in eine Pars ant. und post. an der Ventrikelfläche, dann aber auch wieder nur leichte Einkerbungen. *Bombinator* dagegen keine Furchen auf.

Sulcus ventralis thalami und Trennungsfurche der Pars dorsalis und ventralis hypothalami (infundibuli) sind mehr oder weniger ausgesprochen voneinander getrennt.

Die Pars intermedia infundibuli ist bei *Bufo* bald vorhanden, bald scheint sie zu fehlen; bei *Bombinator* kam sie nicht zur Beobachtung.

Aus der vorstehenden Beschreibung der Furchen und Bezirksabgrenzungen im Zwischenhirn geht hervor, daß dieselben, wie C. J. Herrick (1917, S. 229) mit Recht bemerkt, für die Amphibien im allgemeinen charakteristisch sind; freilich können sie bei den einzelnen Untersuchungsobjekten variieren. Auch bei meinem Materiale ließ sich dergleichen beobachten. Damit können wir auch Stellung nehmen zu den Ausführungen von J. B. Johnston in seiner Arbeit vom Jahre 1912, S. 349. Es ist richtig, worauf dieser Autor aufmerksam macht, daß der Sulcus medialis das Foramen interventriculare nicht erreicht, während der Sulcus ventralis demselben manchmal, z. B. *Rana*, *Diemyctylus* recht nahe kommt. Gleichwohl könnte man auch nach meinem Materiale zu einer Ausdrucksweise der Verlaufsrichtung beider Sulci kommen, nach der

sie nach dem Foramen interv. zu konvergieren (*C. J. Herrick*) scheinen. Von einem Zusammenfließen beider Sulci im Foramen interv. kann allerdings nicht gesprochen werden, wie es auch nicht zutrifft, daß der Sulcus medialis vom Foramen interv. nach rückwärts verläuft (*C. J. Herrick* 1910b, S. 341). Insofern sind die Ausstellungen *J. B. Johnstons* gegenüber *Herrick* zutreffend.

Daß der Sulcus medialis bei *Cryptobranchus* nach oben hin in den Dorsalsack verläuft, wie es *J. B. Johnston* angibt, kann ich bei meinem Exemplar nicht sehen, ebenso nicht bei *Siren*, eher noch bei *Diemyctylus* und *Rana*. Wir müssen uns aber eben immer vor Augen halten, daß die Furchen auch bei demselben Tiermaterial Variationen aufweisen können, wie auch *J. B. Johnston* (1911, S. 535) eine starke Variabilität derselben bei Fischen und Amphibien angibt.

Die durch die Furchen abgegrenzten Teile des Diencephalon hat *C. J. Herrick* (1910a, S. 650) in Beziehung gesetzt zu den *Hisschen* Longitudinalplatten des früheren Neuralrohres. Die sechs *Hisschen* Platten (Dach-, Boden-, Dorsal- und Ventralplatten) sollten durch Teilung der Dorsal- und Ventralplatten jederseits in zwei Teile zu zehn Platten im Zwischenhirn werden: Die so entstandenen Teile sollten sich auch im Telencephalon wiederfinden lassen. Hierbei sollte dem Epithalamus das Primordium hipp., der Pars dorsalis thal. die Pars dorso-lat., der Pars ventralis thal. die Pars ventro-lat., dem Hypothalamus die Pars ventro-med. entsprechen. Gegen diese Zurückführung der *Herrickschen* Bezirke auf die *Hisschen* Platten spricht sich die Arbeit von *Burr* (1922) aus, wie auch bereits 1911 *J. B. Johnston* Bedenken gegen die *Herricksche* Auffassung vorbrachte. Nach *Burr* (S. 291) ist die von *Herrick* an der Hemisphäre beschriebene Lamination nicht dieselbe wie die von *His* angegebene; durch Faktoren, die im Wachstum des Embryo wirken, tritt die *Herricksche* Lamination nach der Verwischung der *Hisschen* später der Form nach in gleicher Weise wieder in Erscheinung. Dabei äußert *Burr* die interessante Meinung, daß ganz auch die *Hissche* Lamination nicht verwischt wird: durch das bogenförmige Ende des Sulcus limitans (*His*) im Rec. praeopt. soll sich die dorso-ventrale Lamination von *His* (hinten) vorn in eine antero-posteriore umschlagen.

Wenn somit auch die embryologische Wertung der *Herrickschen* Bezirkseinteilung noch nicht gesichert erscheint, so behält sie doch ihre Bedeutung in vergleichend-anatomischer Beziehung.

Hierfür ist das Studium der Faserverbindungen von grundlegender Bedeutung.

Mit ihm soll sich einer meiner nächsten Beiträge beschäftigen.

Literaturverzeichnis.

1899. *Gaupp, E.*: Anatomie des Frosches. Zweite Abteilung. Braunschweig, Vieweg & Sohn. (A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches.) — 1906. *Kupffer, K. v.*: Die Morphogenie des Zentralnervensystems. Handbuch der Entwicklungslehre (O. Hertwig). Bd. 2, Teil 3 (11. Juli 1903 bis 17. April 1905). — 1906. *Ziehen, Th.*: Die Histogenese von Hirn und Rückenmark. Entwicklung der Leitungsbahnen und der Nervkerne bei den Wirbeltieren. Handbuch der Entwicklungslehre (O. Hertwig). Bd. 2, Teil 3 (7. Dez. 1905). — 1908. *Fuchs, F.*: Über die Entwicklung des Vorderhirns bei niederen Vertebraten. Zool. Jahrbücher Bd. 25, H. 3. — 1909a. *Johnston, J. B.*: The Morphology and Subdivision of the Forebrain Vesicle in Vertebrates. Anat. Record Vol. 3. — 1909b. Derselbe: The Morphology of the Forebrain Vesicle in Vertebrates. Journ. comp. neurol. Vol. 19, No. 5. — 1910a. *Herrick, C. J.*: The Morphology of the Cerebral Hemispheres in Amphibia. Anat. Anz. Bd. 36, No. 23/24. — 1910b. Derselbe: The Morphology of the Forebrain in Amphibia and Reptilia. Journ. comp. neurol. Vol. 20, No. 5. — 1910. *Johnston, J. B.*: The Evolution of the Cerebral Cortex. The Anat. Record Vol. 4, No. 4. — 1911a. Derselbe: The Telencephalon of Selachians. Journ. comp. neurol. Vol. 21, No. 1. — 1911b. Derselbe: The Telencephalon of Ganoids and Teleosts. Ibid. Vol. 21, No. 6. — 1911. *Mc Kibben, P. S.*: The Nervus terminalis in Urodele Amphibia. Ibid. Vol. 21, No. 3. — 1911. *Röthig, P.*: Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere, 3. Zur Phylogenese d. Hypothalamus Folia neurobiologica Bd. 5, No. 9. — 1911. *Streeter, G. L.*: Die Entwicklung des Nervensystems. Keibel-Mall, Handbuch d. Entwicklungsgeschichte des Menschen. Bd. 2. Leipzig, S. Hirzel. — 1912. *Johnston, J. B.*: The Telencephalon in Cyclostomes. Journ. comp. neurol. Vol. 22, No. 4. — *Röthig, P.*: Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere, 5. Die Zellaneinandersetzungen im Vorderhirn der Amphibien, mit besonderer Berücksichtigung der Septumkerne und ihr Vergleich mit den Verhältnissen bei Testudo und Lacerta. Verhandl. d. Koninkl. akad. v. Wetensch. te Amsterdam. Tweede Sectie Deel XVII No. 1. — 1913. Derselbe: «Contributions upon Neurobiotaxis» The arrangement of the motor nuclei in *Myxine glutinosa*, in *Cryptobranchus*, *Necturus*, *Rana fusca* and *Bufo*. Koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Proc. of the Meeting of Saturday. Sept. 27. Vol. XVI. — *Johnston, J. B.*: The Morphology of the Septum, Hippocampus, and pallial Commissures in Reptiles and Mammals. Journ. comp. neurol. Vol. 23, No. 5. — 1914a. *Röthig, P.*, en *Kappers, C. U. A.*: «Further contributions to our knowledge of the brain of *Myxine glutinosa*» Ibid. May 30. Vol. XVII. — 1914b. Derselbe: Über eine Nachfärbung bei Weigert-Pal-Präparaten. Neurol. Zentralbl. Nr. 4. — 1915. Derselbe: Weitere Erfahrungen über Vital-Scharlach. Ibid. Nr. 7/8. — 1917. *Herrick, C. J.*: The internal structure of the midbrain and thalamus of *Necturus*. Journ. comp. neurol. Vol. 28, No. 2. — 1918. *Kappers, C. U. A.* und *Hammer, E.*: Das Zentralnervensystem des Ochsenfrosches (*Rana catesbeiana*). Psychiatrische en Neurologische Bladen. Feestbundel Winkler. — 1920. *Kingsbury, B. F.*: The Extent of the Floor-Plate of His and its Significance. Journ. comp. neurol. Vol. 32, No. 1. — 1921. *Kappers, C. U. A.*: Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Zweiter Abschnitt. Haarlem, De Erven F. Bohn. — 1921a. *Herrick, C. J.*: The Connections of the Vomeronasal Nerve, Accessory Olfactory Bulb and Amygdala in Amphibia. Journ. comp. neurol. Vol. 33, No. 3. — 1921b. Derselbe: A Sketch of the Origin of the Cerebral Hemispheres. Ibid. Vol. 32, No. 4. — 1922. *Burr, H. S.*: The early Development of the Cerebral Hemispheres in Amblystoma. Ibid. Vol. 34, No. 3.

Anmerkung bei der Korrektur.

Die Arbeiten von *Kingsbury, B. F.*: The Fundamental Plan of the Vertebrate Brain. Journ. comp. neurol. Vol. 34, 1922, und von *Graf Haller*: Die epithelialen Gebilde am Gehirn der Wirbeltiere. I. Zeitschr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 63. 1922, konnten bei der Abfassung des Manuskriptes nicht mehr berücksichtigt werden. *Kingsbury* verlegt auch in dieser Untersuchung das vordere Ende der Bodenplatte an die Fovea isthmi (S. 476), die zugleich mit dem Vorderende der Notochorda korrespondiert (S. 478), und teilt die *Johnstonsche* Ansicht, nach der die Neuralplatte mit der Chiasmaleiste endet. (S. 480). Die *Johnstonsche* primitive optische Furche ist gleicherweise eine primitive Infundibularfurche (S. 480, 468, 472/3). — Auch die von *Graf Haller* wiedergegebenen Hirnmodelle und seine Beschreibung des Sule. intraencephalicus ant. sprechen für die vorher erwähnte Telencephalon-Diencephalon-Grenzfürung vom Velum transv. zur Vorderwand des Rec. praeopt. (vgl. z. B. seine Abb. 2, S. 120, Abb. 3, S. 122, Abb. 18a, S. 138).

Autorenverzeichnis.

- Alberti, Walther.* Zur Frage der Linsenregeneration bei den Teleosteen. S. 496.
- Čejka, Bohumil.* Eine Studie über die Genese und Funktion des Interstitiums auf Grund der Untersuchungen an seneszenten Hoden. Aus dem Nachlaß des Verfassers herausgegeben von Dr. Ing. agr. *Jaroslav Kržienecký.* S. 524.
- Eisinger, K.,* siehe *Novak* und *Eisinger.*
- Giglio-Tos, Ermanno.* Entwicklungsmechanische Studien. II. Teil. Die Coeloblastula. S. 446.
- Goldschmidt, Richard.* Einige Materialien zur Theorie der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten. S. 292.
- Gräper, Ludwig.* Determination und Differenzierung. S. 210.
- Hammar, J. Aug.* Über Vitalfärbung, sowie hormonale und überhaupt humorale Beeinflussung des wachsenden Vogeimbryos im Ei. S. 48.
- Hempelmann, F.* Kausal-analytische Untersuchungen über das Auftreten vergrößerter Borsten und die Lage der Teilungszone bei *Pristina.* S. 379.
- van Herwerden, M. A.,* Der Einfluß der Nebennierenrinde auf das Wachstum und die Fruchtbarkeit von *Daphnia pulex.* S. 221.
- , — Der Einfluß von kleinen Quantitäten Nebennierenrinde des Rindes auf das Wachstum der Süßwasserschnecke *Limnaea.* S. 505.
- Hörstadius, Sven.* Physiologische Untersuchungen über die Eireifung bei *Pomatoceros triqueter* L. S. 1.
- Mršić, Wilhelm.* Die Späbefruchtung und deren Einfluß auf Entwicklung und Geschlechtsbildung, experimentell nachgeprüft an der Regenbogenforelle. S. 129.
- Münzer, Franz Theodor.* Über die Zweikernigkeit der Leberzellen. S. 249.
- Novak, J.,* und *Eisinger, K.* Über künstlich bewirkte Teilung des unbefruchteten Säugetiereies. Zugleich Versuche zur Erzeugung von Extrauteringravidität. S. 10.
- Perfiljew, P.* Über den Mechanismus der Kiemenautotomie bei den Larven einiger Libellen. S. 283.
- Polowzow, Wera.* Über die Wirkung der Alkoholnarkose auf die Entwicklung der Seeigelleier (*Strongylocentrotus lividus*). S. 68.
- Romeis, Benno.* Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarchen. I. Einleitung; Versuchsprotokolle; Ergebnisse derselben. S. 579.
- Röthig, Paul.* Beiträge zum Studium des Centralnervensystems der Wirbeltiere. 8. Über das Zwischenhirn der Amphibien. S. 616.
- Scheminzy, Ferd.* Über den Einfluß dauernder elektrischer Durchströmung auf Lebewesen. (Elektrokultur.) I. Mitteilung. Versuche an Fischen. S. 315.
- Taube, Erwin.* Über die histologischen Vorgänge bei der Regeneration von Tritonen mit Beteiligung ortsfremder Haut. S. 98.
- Voss, Hermann.* Studien zur künstlichen Entwicklungserregung des Froscheies. II. Experimenteller Beitrag zur künstlichen Entwicklungserregung des Froscheies durch mechanische Einwirkung. S. 121.



B C

Abb. 1



B A

Abb. 2



A

B

Abb. 3



D A B

Abb. 4



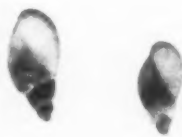
C B

Abb. 5



B A

Abb. 6



A

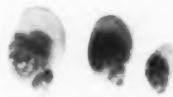
B

Abb. 7



A B

Abb. 8

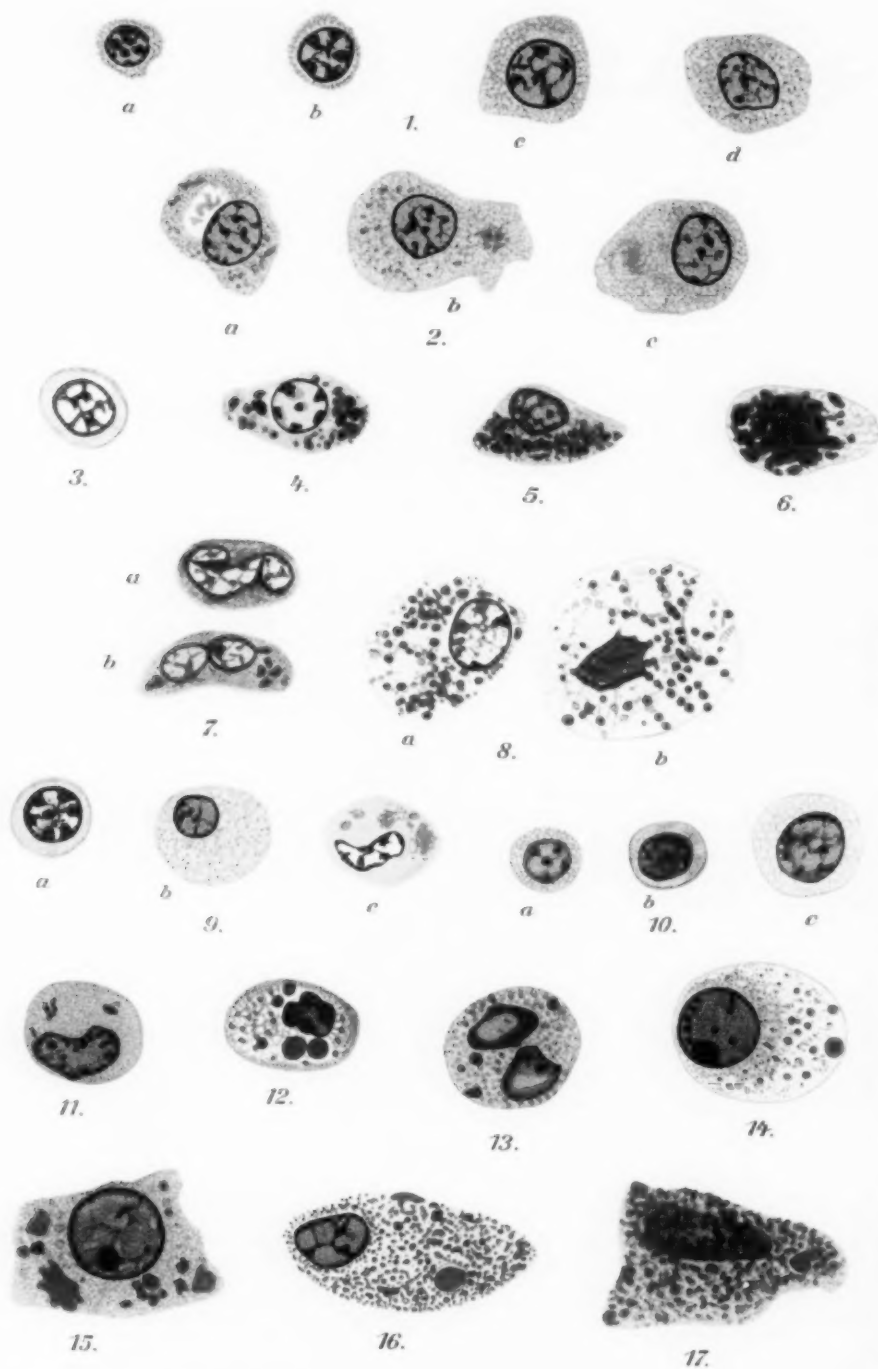


A

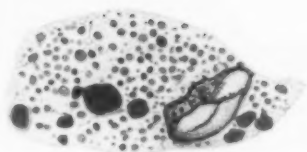
B

C

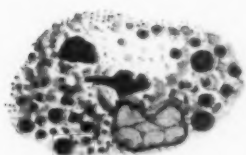
Abb. 9



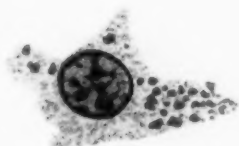
Čejka, Genese und Funktion des Interstitiums.



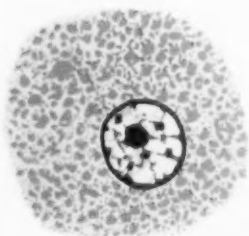
18.



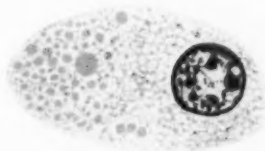
19.



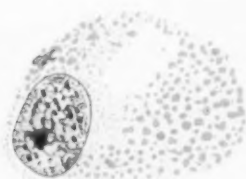
20.



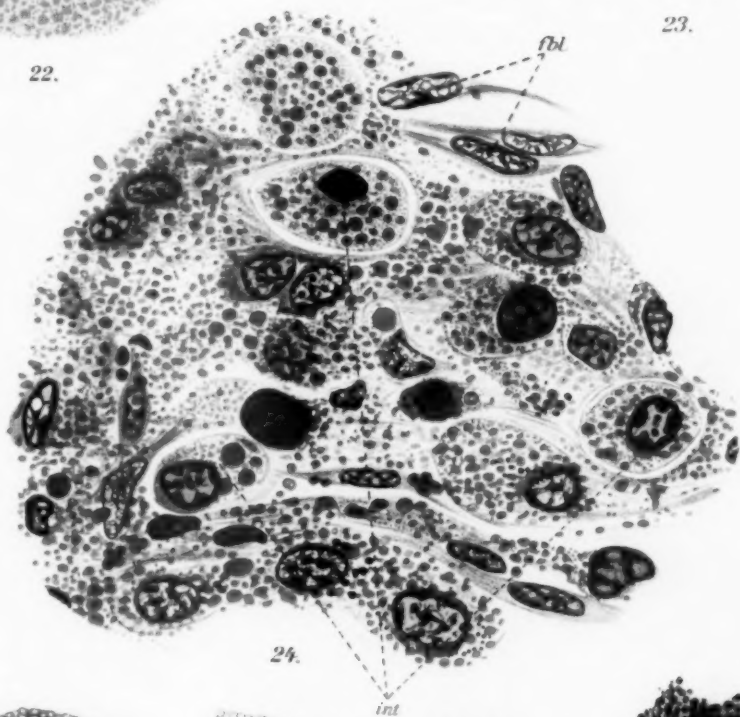
22.



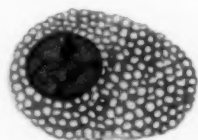
21.



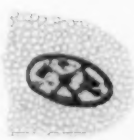
23.



24.



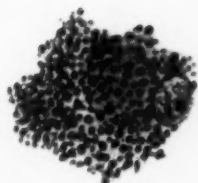
25.



26.



27.



28.